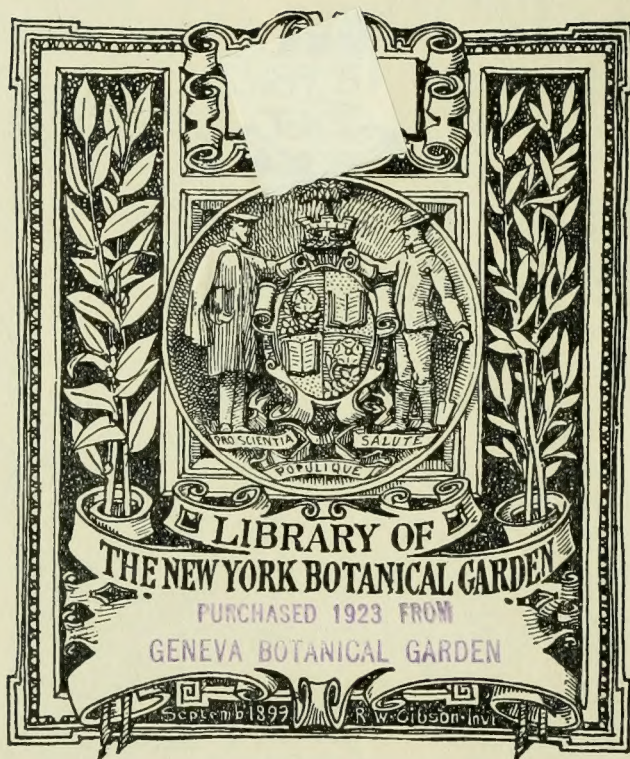


QK
776
.P419



DER EINFLUSS VON MECHANISCHER HEMMUNG UND VON BELASTUNG AUF DIE SCHLAFBEWEGUNGEN

VON

W. PFEFFER

ORD. MITGLIED DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

DES XXXII. BANDES

DER ABHANDLUNGEN DER MATHEMATISCH-PHYSISCHEN KLASSE
DER KÖNIGL. SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

N^o III

MIT 31 FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG

BEI B. G. TEUBNER

1911

ABHANDLUNGEN DER MATHEMATISCH-PHYSISCHEN KLASSE DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN ZU LEIPZIG.

- I. BAND. (1. Bd.)* 1852. brosch. Preis \mathcal{M} 13.60.**
A. F. MOBIUS, Über die Grundformen der Linien der dritten Ordnung. Mit 1 Tafel. 1849. \mathcal{M} 2.40.
P. A. HANSEN, Auflösung eines beliebigen Systems von linearen Gleichungen. — Über die Entwicklung der Größe $(1 - 2\alpha H + \alpha^2) - \frac{1}{2}$ nach den Potenzen von α . 1849. \mathcal{M} 1.20.
A. SEEBECK, Über die Querschwingungen elast. Stäbe. 1849. \mathcal{M} 1.—
C. F. NAUMANN, Über die cyclocentrische Conchospirale u. über das Windungsgesetz von Planorbis Corneus. 1849. \mathcal{M} 1.—
W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen (Widerstandsmessungen). 2. Abdruck. 1863. \mathcal{M} 3.—
F. REICH, Neue Versuche mit der Drehwage. 1852. \mathcal{M} 2.—
M. W. DROBISCH, Zusatz z. Florent. Problem. Mit 1 Taf. 1852. \mathcal{M} 1.60.
W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen (Diamagnetismus). Mit 1 Tafel. 2. Abdruck. 1867. \mathcal{M} 2.—
- II. BAND. (4. Bd.) 1855. brosch. Preis \mathcal{M} 20.—**
M. W. DROBISCH, Über musikalische Tonbestimmung und Temperatur. Mit 1 Tafel. 1852. \mathcal{M} 3.—
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefäßkryptogamen. I. Mit 18 Tafeln. 1852. \mathcal{M} 4.—
P. A. HANSEN, Entwicklung des Produkts einer Potenz des Radius Vectors mit dem Sinus oder Cosinus eines Vielfachen der wahren Anomalie in Reihen, die nach den Sinussen oder Cosinussen der Vielfachen der wahren, excentrischen oder mittleren Anomalie fortschreiten. 1853. \mathcal{M} 3.—
— Entwicklung der negativen und ungraden Potenzen der Quadratwurzel der Function $r^2 + r'^2 - 2rr'(\cos U \cos U' + \sin U \sin U' \cos J)$. 1854. \mathcal{M} 3.—
O. SCHLÖMILCH, Über die Bestimmung der Massen und der Trägheitsmomente symmetrischer Rotationskörper von ungleichförmiger Dichtigkeit. 1854. \mathcal{M} —.80.
— Über einige allgemeine Reihenentwicklungen und deren Anwendung auf die elliptischen Functionen. 1854. \mathcal{M} 1.60.
P. A. HANSEN, Die Theorie des Aquateorals. 1855. \mathcal{M} 2.40.
C. F. NAUMANN, Über die Rationalität der Tangenten-Verhältnisse tautozonaler Krystallflächen. 1855. \mathcal{M} 1.—
A. F. MOBIUS, Die Theorie der Kreisverwandtschaft in rein geometrischer Darstellung. 1855. \mathcal{M} 2.—
- III. BAND. (5. Bd.) 1857. brosch. Preis \mathcal{M} 19.20.**
M. W. DROBISCH, Nachträge zur Theorie der musikalischen Tonverhältnisse. 1855. \mathcal{M} 1.20.
P. A. HANSEN, Auseinandersetzung einer zweckm. Methode z. Berechn. d. absoluten Störungen d. klein. Planeten. 1. Abhdlg. 1856. \mathcal{M} 5.—
R. KOHLRAUSCH und W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen, insbesondere Zurückführung der Stromintensitätsmessungen auf mechanisches Maß. 2. Abdruck. 1889. \mathcal{M} 1.60.
H. DARREST, Resultate aus Beobachtungen der Nebelflecken und Sternhaufen. Erste Reihe. 1856. \mathcal{M} 2.40.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 1. Abhdlg.: Üb. d. Mess. d. atmosph. Elektrizität nach absol. Maße. Mit 2 Taf. 1856. \mathcal{M} 6.—
W. HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefäßkryptogamen. II. Mit 13 Tafeln. 1857. \mathcal{M} 4.—
- IV. BAND. (6. Bd.) 1859. brosch. Preis \mathcal{M} 22.50.**
P. A. HANSEN, Auseinandersetzung einer zweckmäßigen Methode z. Berechn. d. absoluten Störungen d. klein. Planeten. 2. Abhdlg. 1875. \mathcal{M} 4.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 2. Abhdlg.: Über die thermo-elektrischen Eigenschaften des Boracites. 1857. \mathcal{M} 2.40.
— Elektrische Untersuchungen. 3. Abhdlg.: Über Elektrizitäts-erregung zwischen Metallen und erhitzten Salzen. 1858. \mathcal{M} 1.60.
P. A. HANSEN, Theorie der Sonnenfinsternisse und verwandten Erscheinungen. Mit 2 Tafeln. 1858. \mathcal{M} 6.—
G. T. FECHNER, Über ein wichtiges psychophysikalisches Grundgesetz u. dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrößen. 1858. \mathcal{M} 2.—
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen m. ursprüngl. einzelligem, nur durch Zellteilung wachsendes Endosperm. Mit 27 Taf. 1859. \mathcal{M} 8.—
- V. BAND. (7. Bd.) 1861. brosch. Preis \mathcal{M} 24.—**
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 4. Abhdlg.: Über das Verhalten d. Weingeistflamme in elektr. Beziehung. 1859. \mathcal{M} 2.—
P. A. HANSEN, Auseinandersetzung einer zweckm. Methode z. Berechn. d. absoluten Störungen d. klein. Planeten. 3. Abhdlg. 1859. \mathcal{M} 7.20.
G. T. FECHNER, Über ein Verh. d. binocularen Sehens. 1860. \mathcal{M} 5.60.
G. METTENIUS, 2 Abhdlgen: I. Beiträge zur Anatomie d. Cycadeen. Mit 5 Taf. II. Über Seitenknospen bei Farnen. 1860. \mathcal{M} 3.—
W. HOFMEISTER, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung. d. Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Mit 25 Taf. 1861. \mathcal{M} 8.—
- VI. BAND. (9. Bd.) 1864. brosch. Preis \mathcal{M} 19.20.**
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 5. Abhdlg.: Maßbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 1. Teil. 1861. \mathcal{M} 1.60.
— Messungen über die Absorption der chemischen Strahlen des Sonnenlichtes. 1862. \mathcal{M} 1.20.
P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechnungen der in den Mondtafeln angewandten Störungen. 1. Abhdl. 1862. \mathcal{M} 9.—
G. METTENIUS, Üb. d. Bau v. Angiopteris. Mit 10 Taf. 1863. \mathcal{M} 4.40.
W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen, insbesondere über elektrische Schwingungen. 1864. \mathcal{M} 3.—
- VII. BAND. (11. Bd.) 1865. brosch. Preis \mathcal{M} 17.—**
P. A. HANSEN, Darlegung der theoretischen Berechnung der in den Mondtafeln angewandten Störungen. 2. Abhdl. 1864. \mathcal{M} 9.—
G. METTENIUS, Über d. Hymenophyllaceae. Mit 5 Taf. 1864. \mathcal{M} 3.60.
P. A. HANSEN, Relationen einestheils zwischen Summen u. Differenzen u. andertheils zwischen Integralen u. Differentialen. 1865. \mathcal{M} 2.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 6. Abhdl.: Maßbestimmungen der elektromotor. Kräfte. 2. Teil. 1865. \mathcal{M} 2.80.
- VIII. BAND. (13. Bd.) 1869. brosch. Preis \mathcal{M} 24.—**
P. A. HANSEN, Geodätische Untersuchungen. 1865. \mathcal{M} 5.60.
— Bestimmung des Längenunterschiedes zwischen den Sternwarten zu Göttingen und Leipzig, unter seiner Mitwirkung ausgeführt von Dr. Auwers und Prof. Bruhns im April des Jahres 1865. Mit 1 Figurentafel. 1866. \mathcal{M} 2.80.
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 7. Abhdl.: Über die thermoelektr. Eigensch. d. Bergkrystalle. 2. Taf. 1866. \mathcal{M} 2.40.
P. A. HANSEN, Tafeln der Egeria mit Zugrundelegung der in den Abhandlungen der K. S. Ges. d. Wissenschaften in Leipzig veröffentlichten Störungen dieses Planeten berechnet und mit einleitenden Aufsätzen versehen. 1867. \mathcal{M} 6.80.
— Von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1867. \mathcal{M} 6.—
- IX. BAND. (14. Bd.) 1871. brosch. Preis \mathcal{M} 18.—**
P. A. HANSEN, Fortgesetzte geodätische Untersuchungen, bestehend in zehn Supplementen zur Abhandlung von der Methode der kleinsten Quadrate im Allgemeinen und in ihrer Anwendung auf die Geodäsie. 1868. \mathcal{M} 5.40.
— Entwicklung e. neuen veränd. Verfahrens zur Ausgleichung e. Dreiecksnetzes mit besond. Betracht. d. Falles, in welchem gewisse Winkel vorausbestimmte Werte bekommen sollen. 1869. \mathcal{M} 3.—
— Supplement zu den geodätischen Untersuch. benannten Abhdlg. die Reduktion d. Winkel ein. sphäroid. Dreiecks betr. 1869. \mathcal{M} 2.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 8. Abhdl.: Über die thermoelektr. Eigensch. des Topases. Mit 4 Tafeln. 1870. \mathcal{M} 2.40.
P. A. HANSEN, Bestimmung d. Sonnenparallaxe durch Venusübergänge vor d. Sonnenscheibe mit besond. Berücksicht. d. i. J. 1874 eintreffenden Vorüberganges. Mit 2 Planigloben. 1870. \mathcal{M} 3.—
G. T. FECHNER, Zur experiment. Ästhetik. 1. Teil. 1871. \mathcal{M} 2.—
- X. BAND. (15. Bd.) 1874. brosch. Preis \mathcal{M} 21.—**
W. WEBER, Elektrodynamische Maßbestimmungen, insbesondere über das Prinzip der Erhaltung der Energie. 1871. \mathcal{M} 1.60.
P. A. HANSEN, Untersuchungen des Weges eines Lichtstrahls durch eine belieb. Anzahl v. brechenden sphä. Oberflächen. 1871. \mathcal{M} 3.60.
C. BRUHNS und E. WEISS, Bestimmung der Längendifferenz zwischen Leipzig und Wien. 1872. \mathcal{M} 2.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 9. Abhdl.: Über die thermoelektr. Eigensch. d. Schwerspathes. M. 4 Taf. 1872. \mathcal{M} 2.—
— Elektrische Untersuchungen. 10. Abhdl.: Über die thermoelektr. Eigenschaften des Aragonites. Mit 3 Tafeln. 1872. \mathcal{M} 2.—
C. NEUMANN, Über die den Kräften elektrodynamischen Ursprungs zuzuschreibenden Elementargesetze. 1873. \mathcal{M} 3.80.
P. A. HANSEN, Von der Bestimmung der Teilungsfehler eines gradlinigen Maßstabes. 1874. \mathcal{M} 4.—
— Über d. Darstellung d. grad. Aufsteigens u. Abweichens d. Mondes in Funktion d. Länge in d. Bahn u. d. Knotenlänge. 1874. \mathcal{M} 1.—
— Dioptr. Untersuchungen mit Berücksicht. d. Farbenzerstreuung u. d. Abweich. wegen Kugelgestalt. 2. Abhdlg. 1874. \mathcal{M} 2.—
- XI. BAND. (18. Bd.) 1878. brosch. Preis \mathcal{M} 21.—**
G. T. FECHNER, Üb. d. Ausgangswert d. kleinst. Abweichungssumme, dess. Bestimmung, Verwendung und Verallgemein. 1874. \mathcal{M} 2.—
C. NEUMANN, Über das von Weber für die elektrischen Kräfte aufgestellte Gesetz. 1874. \mathcal{M} 3.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 11. Abhdl.: Über die thermoelektrischen Eigenschaften des Kalkspathes, des Berylls, des Idocrases und des Apophyllites. Mit 3 Tafeln. 1875. \mathcal{M} 2.—
P. A. HANSEN, Über die Störungen der großen Planeten, insbesondere des Jupiter. 1875. \mathcal{M} 6.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 12. Abhdl.: Über die thermoelektrischen Eigenschaften des Gyps, des Diopsids, des Orthoklasses, des Albits u. des Periklins. Mit 4 Taf. 1875. \mathcal{M} 2.—
W. SCHEIBNER, Dioptrische Untersuchungen, insbesondere über das Hansensche Objektiv. 1876. \mathcal{M} 3.—
C. NEUMANN, Das Webersche Gesetz bei Zugrundelegung der unitarischen Anschauungsweise. 1876. \mathcal{M} 1.—
W. WEBER, Elektrodynam. Maßbestimmungen, insbesondere über die Energie der Wechselwirkung. Mit 1 Tafel. 1878. \mathcal{M} 2.—

*) Die eingeklammerten Ziffern geben die Zahl des Bandes in der Reihenfolge der Abhandlungen beider Klassen an.

DER EINFLUSS VON MECHANISCHER HEMMUNG UND VON BELASTUNG AUF DIE SCHLAFBEWEGUNGEN

VON

W. PFEFFER

ORD. MITGLIED DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

DES XXXII. BANDES

DER ABHANDLUNGEN DER MATHEMATISCH-PHYSISCHEN KLASSE
DER KÖNIGL. SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

N^o III

MIT 31 FIGUREN IM TEXT

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER

1911

11419

Vorgetragen für die Abhandlungen am 20. Februar 1911.

Das Manuskript eingeliefert am 28. Februar 1911.

Der letzte Bogen druckfertig erklärt am 24. Mai 1911.

Inhaltsübersicht.

Kapitel I. Einleitung	Seite 163
Kapitel II. Methodisches	165

Der angewandte Federwiderstand und die Registrierung der Ausbiegung dieses im vergrößerten Maßstab. — Bandagierung der Objekte, sowie Aufstellung dieser und der Apparatur. — Methodik bei Versuchen in künstlicher Beleuchtung. — Modifikation des Widerstandes, sowie der zu registrierenden Vergrößerung der Ausbiegung. — Bestimmung der Druckenergie. — Vorteile des Federwiderstandes gegenüber dem Hebel-dynamometer. — Fehlerquellen der Methodik und deren Kontrolle. — Nachweis, daß bei mechanischer Hemmung der Blattbewegung das Gelenk keine Krümmung ausführt.

Kapitel III. Der Verlauf der Bewegungsbestrebungen bei mechanischer Hemmung der Bewegungen	181
--	-----

Die benutzten Objekte und deren normale Bewegungen. — Warum man die Objekte in horizontaler Lage gegen den Widerstand wirken ließ. — Orientierung über die Versuchsergebnisse. — Zum Verständnis der Kurven. — Länge und Dicke der benutzten Gelenke. — Versuche mit dem gegen den Widerstand arbeitenden Blatt von *Phaseolus*: Verlauf der tagesperiodischen und autonomen Bewegungsbestrebungen, Verhalten in tagesrhythmischer und konstanter künstlicher Beleuchtung, reale Ausbiegungsgrößen der mechanisch gehemmten Blätter, Ursachen für Störungen im Kurvenverlauf. — Verlauf der tagesperiodischen und autonomen Bewegungsbestrebungen bei mechanischer Hemmung der Bewegungen des Hauptblattstiels von *Mimosa Spegazzinii* und *pudica*. — Hinweis auf *Flemingia*, sowie auf die mittels Wachstumstätigkeit ausgeführten tagesperiodischen Bewegungsbestrebungen des Blattes von *Impatiens parviflora*. — Realisieren der Bewegungsbestrebungen beim Entfernen der Widerlage. — Die Bewegungsbestrebungen werden trotz der mechanischen Hemmung dauernd fortgesetzt. — Störungen im Verlauf dieser Bestrebungen durch mechanische Eingriffe und das Festhalten des Blattes in einer Zwangslage. —

Rückblick: Die den Schlafbewegungen entsprechenden Bewegungsbestrebungen werden auch bei mechanischer Hemmung fortgesetzt und zeigen bei Verschiebung des tagesperiodischen Rhythmus, sowie bei kontinuierlicher Beleuchtung, dieselben Verschiebungen und Veränderungen, wie bei freibeweglichen Blättern. — Verhalten der autonomen Bewegungen. — Zur Erzielung und Unterhaltung der Bewegungstätigkeit ist also eine durch die Einkrümmung ausgelöste Gegenreaktion nicht nötig. — Analoges Verhalten bei anderen Variationsbewegungen, sowie bei den durch Wachstum vermittelten tagesperiodischen und andersartigen Bewegungen.

Kapitel IV. Der Einfluß ungewöhnlicher Ablenkung auf den Verlauf der Bewegungsbestrebungen 210

Hinweis auf einige Faktoren, die den Gang der Bewegungsbestrebungen bei den gegen eine Widerlage wirkenden Blättern beeinflussen können. — Abweichender Bewegungsgang bei dem Blatt von *Phaseolus*, das durch einen Zug in einer aufwärts gerichteten Lage gehalten wurde. — Verhalten des Blattes von *Phaseolus* in abwärts gerichteter Zwangslage.

Kapitel V. Einkrümmung und Gegenreaktion 218

Orientierung über die Sachlage und die Resultate. — Objekte und Methodik. — Ermittlung des statischen Moments des Blattes. — Erklärung der Kurvendarstellung. — Versuche mit Ablesungen am Gradbogen. — Versuche mit dem Blatt von *Phaseolus*: Resultate beim Anhängen von Gewicht und bei aufwärts wirkendem Zug, Einfluß der mechanischen Ausbiegung auf den Gang der Schlafbewegungen. — Versuche mit *Flemingia*. — Versuche mit dem Hauptblattstiel von *Mimosa Speggazzinii* und *pudica*: Erfolge beim Belasten und Entlasten, sowie bei einem aufwärts gerichteten Zug, Zusammenwirken mit Stoßreizungen. — Vergleich mit den Resultaten SCHILLINGS. — Orientierungsbewegungen sind nicht maßgebend. — Bestehen Beziehungen zwischen Stoßreizbarkeit und Befähigung zu Gegenreaktionen beim Belasten. — Beeinflussungen der Schlafbewegungen durch das Blattgewicht und durch vermehrte Belastungen. — Verlauf des Ausgleichs einer elastischen Ausbiegung des Gelenks. — Schwierigkeiten bei Feststellung einer kleinen Gegenreaktion. — Diskussion über Allgemeinheit von Gegenreaktionen.

Kapitel VI. Die Intensität der Bewegungsbestrebungen 252

Hinweis auf den Bau der Gelenke. — Bei mechanischer Hemmung der Bewegung wird die gesamte Bewegungsenergie entwickelt. — Ausbiegungsverhältnisse und Druckenergie. — Hinweis auf wachsende Organe. — Die Berechtigung der bisherigen Ansicht über die den Schlafbewegungen zugrunde liegenden Expansionsverhältnisse in den Gelenken erscheint zweifelhaft. — Intensität der Energieentwicklung in den Gelenken bei den Schlafbewegungen und autonomen Bewegungen von *Phaseolus*, *Mimosa*, *Flemingia*. — Intensität der Gesamtspannung in den Gelenken. — Aus der Größe des Kurvenausschlags ergibt sich die relative Intensität einer Bewegungsbestrebung. — Energie der bei *Mimosa* durch Stoßreizung ausgelösten Bewegung. — Vergleich mit der Intensität der Gewebespannung und der Leistung wachsender Organe gegen Widerstände. — Ist die zur Verfügung stehende osmotische Energie ausreichend?

Hinweis wie je nach den Expansionsverhältnissen in den Gelenkhälften eine verschieden große Energieentwicklung in den aktiven Elementen nötig ist — Verhältnisse bei den durch Wachstum vermittelten Schlafbewegungen. — Biegungsfähigkeit bei den Schlafbewegungen der Variationsgelenke und bei der Stoßreizungsbewegung von *Mimosa*. — Nicht eine jede Änderung der Spannungsintensität bedingt eine Modifikation der Biegungsfähigkeit. — Änderung der Turgorspannungen durch Exosmose von Stoffen und Hinweis, daß die rhythmischen Änderungen nicht allein durch die Modifikation der Permeabilität erzielbar sind.

Kapitel VII. Anhang. — Bemerkungen zu Entstehung der tagesperiodischen Bewegungen

274

Warum dieses Thema hier berührt wird. — Methodik zur alleinigen Verdunkelung des Gelenks. — Blätter von *Phaseolus*, bei denen nur das Gelenk dem Licht entzogen ist, werden nicht dunkelstarr. — Verhalten von *Flemingia* und *Mimosa Speggazzinii*. — Bei dem Verdunkeln des Gelenks von *Phaseolus* werden die Schlafbewegungen dauernd fortgesetzt und bei dem Verlegen der Beleuchtungszeit auf die Nacht tritt eine entsprechende Verschiebung des tagesperiodischen Rhythmus ein. Bei verdunkeltem Gelenk wird eine tagesperiodische, bei beleuchtetem Gelenk aber eine autonome Bewegungstätigkeit ausgeführt, die einen viel kürzeren Rhythmus einhält. Hinweis auf im Dunkeln erzogene, bewegungstätige Blätter. — Verhalten des verdunkelten Primärgelenks von *Mimosa Speggazzinii*. — Vorteile und Nachteile bei schlafbefähigten Blüten. — Versuche von STOPPEL. — Hinweis auf *Crocus* und *Tulipa*. — Wie Beeinflussungen, sowie Ausschaltung oder Einschaltung der autonomen Bewegungstätigkeit infolge der Veränderungen in den Außenbedingungen aufzufassen sind. — Warum meine frühere Deutung der Entstehung der Schlafbewegungen zum Teil gewisse Modifikationen erfahren muß. — Hinweise auf die Blätter von *Albizzia*, *Mimosa*, *Phaseolus*, sowie auf Blüten. — Spezifische Differenzen in bezug auf das Zusammengreifen von autonomen und aitionomen Bewegungen. — Allgemeiner Ausblick auf Nachschwingungen.

Kapitel VIII. Zusammenfassung einiger Ergebnisse

292

DER EINFLUSS VON MECHANISCHER
HEMMUNG UND VON BELASTUNG
AUF DIE SCHLAFBEWEGUNGEN

VON

W. PFEFFER

ORD. MITGLIED DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

Kapitel I.

Einleitung.

Bei meinen Untersuchungen über Schlafbewegungen ergab sich, daß die Bewegungsbestrebungen unter hoher Energieentwicklung in den Hauptzügen fortdauern, wenn die Ausführung der Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist.¹⁾ Da diese Versuche nur auf 1—2 Tage ausgedehnt und Ablesungen an dem als Widerlage dienenden Hebeldynamometer nur in größeren Intervallen gemacht wurden, so schien es erwünscht, den näheren Verlauf der Bewegungsbestrebungen mit Hilfe von Registriermethoden²⁾ zu verfolgen und festzustellen, wie sich die Verhältnisse bei Ausdehnung der Versuchszeit gestalten. Auch war noch zu ermitteln, ob durch eine Verschiebung der Beleuchtungszeiten analoge Reaktionen bei den freibeweglichen und den an der Ausführung der Bewegungen verhinderten Blättern ausgelöst werden.

In einem gewissen Zusammenhang mit diesen Problemen steht auch die Frage inwieweit durch eine gewaltsame Einkrümmung, wie sie z. B. das Anhängen einer Last bewirkt, eine Gegenreaktion hervorgerufen wird, die auf den Ausgleich der aufgedrängten Krümmung hinarbeitet. Diese Frage bedarf aber einer näheren Prüfung, da in dieser Richtung nur eine Untersuchung von SCHILLING³⁾ vorliegt, nach der es fraglich erscheinen muß, ob die Gelenke aller Pflanzen in derselben Weise reagieren wie die Blattstielgelenke von *Mimosa pudica*, die allein von unserem Autor näher untersucht wurden. Auch diese Fragen ließen sich bei Verwendung von Registriermethoden leichter und sicherer beantworten.

1) PFEFFER, Die periodischen Bewegungen der Blattoorgane 1875, p. 97; Unters. ü. d. Entstehung d. Schlafbewegungen, 1907, p. 410, 418.

2) Versuchsweise wurde eine solche Registrierung bereits früher (l. c. 1907, p. 410) von mir ausgeführt. Dabei ist bemerkt, daß die damals angewandte Methode nicht ganz befriedigend war.

3) A. J. SCHILLING, Der Einfluß von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen von *Mimosa pudica*. Darmstädter Habilitationsschrift 1895.

Der Umstand, daß mir die Apparatur für derartige Registrierungen in zureichender Weise zur Verfügung stand, gab in der Tat den Anstoß zur Aufnahme dieser Untersuchungen, bei denen der Natur der Sache nach zu erwarten war, daß sie wohl zu näheren Feststellungen in dem schon gebotenen Rahmen, aber nicht zu prinzipiell neuen Gesichtspunkten führen würden.

Begreiflicherweise konnte wiederum nur eine beschränkte Zahl von Pflanzenarten in den Kreis der Untersuchungen gezogen werden, bei denen wesentlich nur Blätter mit Variationsgelenken benutzt wurden, weil diese beim Registrieren große Vorteile gegenüber den durch Wachstum vermittelten Bewegungsvorgängen bieten.

Kapitel II.

Methodisches.

Läßt man ein bewegungstätiges Organ gegen einen Widerstand wirken, der schon bei geringer Ausbiegung die entwickelte Druckenergie äquilibriert, so kann man aus der vergrößert abgelesenen Ausbiegung des Widerstandes den Gang der Bewegungsbestrebungen und der bei diesen nach außen hin entwickelten Energie ermitteln. Zu diesem Zwecke verwandte ich in früheren Studien¹⁾ einen als Hebeldynamometer bezeichneten Apparat, bei dem, analog wie bei der Briefwaage, der schnell ansteigende Gegendruck durch das Ausbiegen eines Gewichts erzeugt wurde. Da aber dieser Apparat, der für viele Zwecke sehr brauchbar ist, Nachteile bei Registrierversuchen besitzt, so kam bei diesen ein Federwiderstand in Anwendung. Dieser wird dadurch hergestellt, daß man einen dünnen Draht aus elastischem Stahl (*a* Fig. 1), einerseits in einen Grashalm (*b*) (Indernodium von *Molinia coerulea*) mit Schellack gut einkittet und andererseits in einen Feilkloben (*c*) fixiert. Wird nun ein Blatt oder ein anderes

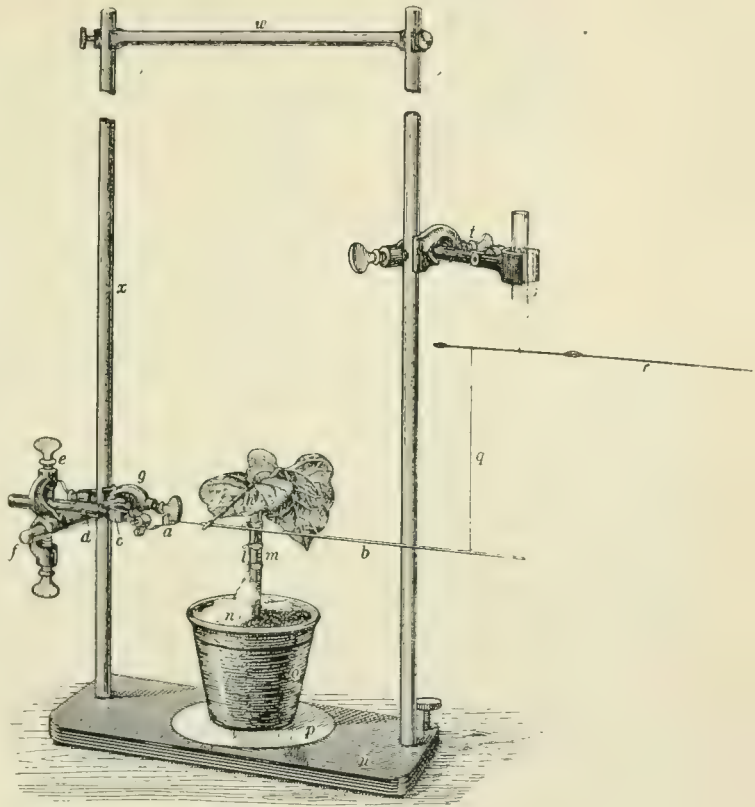


Fig. 1.

¹⁾ PFEFFER 1875, l. c. p. 9, 97.

Organ auf die Basis des Moliniahalms, also in der Nähe des eingekitteten Stahldrahtes angelegt, so wird dieser nach Maßgabe der Druckenergie ausgebogen und die so erzielte Bewegung durch den längeren Grashalm *b* vergrößert wiedergegeben. Diese Bewegung wird aber durch den Faden *q* auf den aus einer Glaskapillare gebildeten Schreibhebel *r* übertragen und mit dessen Hilfe auf einer beruhten Trommel in derselben Weise registriert, wie es bei meinen Untersuchungen über Schlafbewegungen¹⁾ geschah.

Damit in der registrierten Kurve nur die Bewegungsbestrebungen der Gelenke zum Ausdruck kommen, sind naturgemäß verschiedene Vorsichtsmaßregeln zu treffen und es muß jedenfalls für vollkommene Befestigung und Fixierung aller Teile gesorgt sein. Um z. B. bei *Phaseolus* den Blattstiel eines Primärblattes bis zum Laminargelenk unverrückbar festzulegen, verfähre ich in der an anderer Stelle beschriebenen Weise (vgl. l. c. 1907, p. 270 und ebenda Fig. 2 p. 267). Jedoch benutze ich zum Fixieren der Pflanze statt des Holzstabes einen ca. $4\frac{1}{2}$ mm dicken Glasstab (Fig. 1 l), der durch eine kräftige Gipsbrücke aufs beste mit der Masse des Blumentopfes verkettet wird. Damit der Glasstab in dem Gipsgusse nicht gleiten kann, werden demselben an der entsprechenden Stelle einige Tröpfchen von weichem (mit etwas Terpentin versetzten) Siegellack oder vor der Gebläselampe einige Glaströpfchen angeschmolzen. An der (nötigenfalls flach gedrückten) Spitze des Glasstabes wird ein aus ca. $1\frac{3}{4}$ mm dicken Eisendraht zurechtgebogenes Gestell so mit Siegellack befestigt, das je ein Drahtarm in die Rinne des Blattstiels zu liegen kommt (PFEFFER l. c. 1907, s. in Fig. 2). Mittels Bastschlingen werden der Stengel an den Glasstab und die Blattstiele sorgfältigst an die Drahtarme gebunden. Hierauf wird durch einen Gipsring, der dicht unterhalb des Gelenks um Blattstiel und Draht gegossen wird, für vollkommene Fixierung des Blattstiels gesorgt.

Vor Ausführung dieser Befestigungen wird auf der Oberseite der Blattlamina von *Phaseolus* längs der Mittelrippe ein $2\frac{3}{4}$ —3 mm dickes Halmstück von *Molinia* (*h* Fig. 1) so angebracht, daß es einerseits bis an die Basis der Lamina, also bis in die Nähe des Gelenks reicht und andererseits 2—3 cm über die Spitze der Lamina, resp. über das etwas gestutzte Blatt hervorragt. Die Be-

1) PFEFFER 1907, l. c. p. 264.

festigung dieses Halmstückes wird durch Schlingen aus dünnem Baumwollenfaden erzielt, welche den Halm und die Mittelrippe umfassen. Bei der Ausführung führt man den Faden mit Hilfe einer Nadel durch die Lamina, sorgt dafür, daß zwischen Faden und Unterseite der Mittelrippe sich ein wenig Watte befindet und bindet dann den Faden derart, daß der Knoten auf den Moliniahalm zu liegen kommt. Es empfiehlt sich, die Bindestelle mit ein wenig Maskenlack zu betupfen und dann den Knoten genügend fest anzuziehen. Wenn man darauf bedacht ist, daß die erste Fadenschlinge möglichst an die Basis der Lamina, die beiden folgenden in einem Abstand von ungefähr 1, bzw. $2\frac{1}{2}$ cm von der Basis zu liegen kommen und dann noch 2—4 weitere Schlingen anbringt, so läßt sich eine sehr vollkommene Fixierung des Halmstückes erreichen. Dieses wird vor dem Gebrauch mit Schellack durchtränkt und überzogen, indem man es einige Tage in einer 5—10proz. Schellacklösung liegen und dann abtrocknen läßt.

Die in der beschriebenen Weise montierte Pflanze wird so, wie es aus der Fig. 1 (S. 165) zu ersehen ist, auf das doppelsäulige Stativ gestellt und dem Federwiderstand angelegt. Der Draht *a* des Widerstands ist in einen kleinen Feilkloben *c*, wie ihn die Uhrmacher gebrauchen, eingeklemmt, dessen Stiel durch Umgießen mit Blei in einem starkwandigen Stück Eisenrohr *d* von ca. 13 mm Durchmesser befestigt ist. Dieses ist in einer Doppelmuffe *e* befestigt, die auf einem Eisenstab *f* fixiert ist, welcher durch eine an die Stativsäule geschraubte Doppelmuffe *g* in horizontaler Lage gehalten wird. Durch Verschiebung der Muffen *e* und *g*, sowie des Stiels des Feilkloben *d* läßt sich der Drahtwiderstand in jede gewünschte Lage bringen. Die Vermeidung von Korkklemmen geschah, weil diese bei starkem Anziehen längere Zeit nachgeben, während sogleich eine stabile Befestigung hergestellt ist, wenn die Schrauben der Muffen und des Feilklobens mit einer Zange fest angezogen sind. Die Stabilität des Ganzen wird zudem durch die Anwendung eines Stativs mit zwei mittels eines Querbalkens *w* verbundenen Säulen befördert.

Der Topf mit der Pflanze wird auf die Glasplatte *p* gestellt, die mit ein wenig Klebwachs an die Stativplatte *u* festgeklebt ist. Das Fixieren des in die richtige Lage gebrachten Topfes *o* geschah zum Teil mit Klebwachs, das an drei Stellen angebracht und

durch einen warmen Stab derartig erweicht und geschmolzen wurde, daß ein wenig Wachs zwischen Topf und Glasplatte eindrang, und daß zudem nach außen ein dem Topf anliegender Wall entstand. Wenn nötig, wurde zuvor ein keilförmiges Stückchen von Glas oder Zink zwischen Glasplatte und Topf geschoben, um den letzteren festzustellen. In anderen Fällen wurde der Topf in Gipsbrei, der an drei Stellen auf die Glasplatte gesetzt war, derart eingedrückt, daß zugleich nach außen ein dem Topf anliegender Gipswulst entstand. Bei ruhigem Stand ist ein Gleiten des erstarrten Gipsgusses nicht zu befürchten. Jedoch empfiehlt es sich immerhin, zuvor auf die Glasplatte drei Glasklötzchen so mit weichem Siegelack festzukleben, daß dieselben von dem Gipswulst umfaßt werden.

Durch die entsprechende Aufstellung des Topfes, sowie durch die Verschiebung des Widerstandes erzielt man, daß der über die Blattspitze hervorstehende Teil des auf dem Blatte befestigten Grashalms *h* (Fig. 1) auf den Moliniahalm *b* des Federwiderstandes zu liegen kommt. Gewöhnlich wählte ich den Auflagepunkt so, daß derselbe $1\frac{1}{2}$ —2 mm von der Basis des Moliniahalms *b* entfernt, und zwar in einer flachen Einkerbung lag, die zuvor an dem Halm des Federwiderstandes angebracht worden war. Darauf wurden die beiden senkrecht zueinander stehenden Hahne durch zwei kreuzweise gerichtete Schleifen aus dünnem Zwirn miteinander verkettet. Auch hier empfiehlt es sich, die zu bindende Stelle mit ein wenig Maskenlack zu betupfen (vgl. S. 167) und nach der festen Knüpfung des Knotens die Fadenkreuzung auf der Unterseite des zum Widerstand gehörenden Halmes mit etwas Maskenlack zu fixieren. Benetzt man späterhin diese Schlingen mit etwas Wasser, so wird dadurch eine bleibende Verkürzung der Fäden und damit eine Verstärkung der Anpressung derselben herbeigeführt. Soll, wie es in meinen Versuchen zumeist geschah, das Blatt in horizontaler Lage gegen den Widerstand wirken, so wird man die Zusammenstellung ausführen, während sich das Blatt in einer ähnlichen Lage befindet. Jedoch schadet es nichts, wenn man die horizontale Lage durch ein nicht zu weit gehendes Heben oder Senken des Blattes herstellen muß.

Der dünne Baumwollenfaden (Nr. 200 oder 300) *q*, der die Übertragung der Bewegungen des Widerstandes auf den Schreibhebel *r* vermittelt, wurde in diesen Versuchen zumeist nur 110

bis 200 mm lang genommen, übrigens, wie alle Fäden, nach dem Montieren angefeuchtet und unter der bestehenden Spannung trocknen gelassen (PFEFFER l. c. 1907, S. 281 Anm.). Auch über das Aufhängen des Schreibhebels¹⁾ (bei dem begreiflicherweise eine Klemme mit Korkfutter benutzt werden konnte), über das Registrieren usw., sowie über das Eintragen des die Zeit und die Lage markierenden Koordinatensystems ist das Nötige in meiner früheren Arbeit (1907) mitgeteilt.²⁾ Bemerkt sei noch, daß zu den früher (l. c. 1907, p. 272) als Nr. II und III bezeichneten Apparaten späterhin Trommeln von solchem Durchmesser angefertigt wurden, daß das Registrierpapier mit derselben Schnelligkeit fortbewegt wurde wie bei dem Apparat I. Abgesehen von einigen Kurven, bei denen es ausdrücklich bemerkt wird, befinden sich also die Zeitordinaten überall in demselben Abstand (bei den Originalen ca. 40 mm für 24 Stunden). Auch sei noch erwähnt, daß bei allen in dieser Arbeit mitgeteilten Versuchen der schreibende Arm des Schreibhebels r eine Länge von 180 mm besaß.

Die meisten Versuche wurden in einem der Nordseite des botanischen Instituts angebauten Gewächshaus, eine Anzahl aber

1) Falls sich die üblichen Klemmen nicht gebrauchen lassen, weil der Aufhängepunkt des Schreibhebels zu nahe an die Stativsäule fällt (vgl. Fig. 1 bei t), so kann man drehbare Doppelmuffen in der in meiner früheren Arbeit durch Fig. 5 (l. c., 1907, S. 275) veranschaulichten Weise verwenden.

2) Ich war in meiner 1907 veröffentlichten Arbeit auf das Aufkleben des Papiers nicht weiter eingegangen. Da ich aber aus Anfragen ersehe, daß von einigen Seiten Schwierigkeiten gefunden wurden, will ich bemerken, daß ich zum Aufkleben eine Mischung von Stärkekleister und Leim, also nicht arabisches Gummi benutze, weil dieses im dampfgesättigten Raum flüssig wird und dadurch zum Abgleiten des sich erweiternden Papierzylinders führen kann. Zur Darstellung des Klebemittels werden 10 (nötigenfalls 11) g Weizenstärke in 50 g Wasser verteilt, dann wird hierzu eine genügend abgekühlte Lösung von 5 g Tischlerleim in 50 g Wasser gesetzt, worauf auf dem Wasserbad, unter ständigem Rühren, die vollständige Verkleisterung herbeigeführt wird. Wenn nach dem Abkühlen etwas Thymol (durch Zusatz einer alkoholischen Lösung) verteilt und der Kleister unter eine Glocke gestellt wird, so hält er sich einige Monate lang.

Indem man das Glacépapier vor dem Umlegen um die Trommel und vor dem Aufkleben mittels eines Schwämmchens oder Lappens auf der Rückseite etwas anfeuchtet, erzielt man eine starke Anpressung, weil mit dem Trocknen eine gewisse Verkürzung eintritt. Wird in besagter Weise mit Sorgfalt verfahren, so ist auch im dampfgesättigten Raum ein Abgleiten des Papierzylinders nicht zu befürchten. Zur Sicherheit mag man immerhin, besonders bei kurzen Trommeln, das von mir früher (l. c. 1907, S. 274) erwähnte Festkleben des Papiers mit 2 Papierstreifen ausführen.

auch hinter einem als großer Glaskasten eingerichteten Nordfenster ausgeführt. Bei Verwendung künstlicher Beleuchtung wurden die früher (l. c. 1907, p. 288) beschriebene Räumlichkeit und Einrichtung benutzt. In allen Fällen wurde für eine genügend zitterfreie Aufstellung Sorge getragen (vgl. l. c. 1907, p. 281). Zur Erreichung dieses Zieles war es von Vorteil, daß nur der Registrierapparat getrennt stand, alle übrigen Teile aber auf demselben Stativ montiert waren, das mit Hilfe der auf der Grundplatte befindlichen Stellschraube festgestellt wurde.

Bei dem Arbeiten mit dem Endblatt des gedrehten Blattes von *Flemingia* kam naturgemäß dieselbe Methodik in Anwendung wie bei *Phaseolus*. Sollte aber die Leistung des Hauptblattstiels von *Mimosa* *Speggazzinii* oder *pudica* geprüft werden, so wurde der primäre Blattstiel direkt auf den Federwiderstand gelegt und auf diesem befestigt. In einigen Fällen wurde eine Versteifung des Blattstiels durch Schienung mit zwei Längsstreifen aus einem Moliniahalme hergestellt. Außerdem wurde bei den letztgenannten Pflanzen der Stengel nicht nur mit Bastschlingen an den im Gips fixierten Glasstab (vgl. l. Fig. 1) gebunden, sondern es wurde außerdem noch oberhalb und unterhalb des Hauptgelenkes ein ringförmiger Gipsguß um Stengel und Glasstab gelegt.

Um nach Beseitigung des Federwiderstandes bequem zur Registrierung der Bewegungen des frei gemachten Blattes übergehen zu können, legte ich schon bei dem Bandagieren um den auf dem Blatte von *Phaseolus* usw. befestigten Grashalm *h* (Fig. 1) an passender Stelle eine hervorstehende Fadenschlinge. In diese wurde dann der zum Schreibhebel führende Faden mittels eines kleinen Häkchens aus Blumendraht eingehängt. Außerdem wurde schon beim Bandagieren die Glaskapillare angebracht, deren Zweck man in der früheren Arbeit (1907, S. 267, 278) nachsehen wolle. Analog verfuhr ich mit *Mimosa*, bei der die Fadenschlinge im voraus um den Blattstiel gelegt wurde.

Die behandelte Methodik ist natürlich auch anwendbar, wenn das Organ nicht ganz horizontal gerichtet ist, und selbst wenn es gegen den Widerstand in einer schon ansehnlich geneigten Lage arbeitet, wird im wesentlichen dadurch nur bewirkt, daß die gleiche Winkelbewegung einen geringeren Kurvenausschlag herbeiführt. Sofern aber das Blatt durch den Widerstand vertikal oder in sehr stark geneigter Lage gehalten wird, läßt sich die Bewegung

des Widerstandes registrieren, indem man den Faden so über eine sehr leicht bewegliche Rolle führt, daß derselbe sowohl gegen das Blatt, als auch gegen den sich in vertikaler Ebene bewegenden Schreibhebel senkrecht gerichtet ist (vgl. l. c. 1907, S. 287).

Bei den Versuchen in künstlicher Beleuchtung mußte, in Anpassung an die von mir verwandte Einrichtung (l. c., 1907, S. 288 und Fig. 7, 8), die Aufstellung etwas verändert werden. Die Pflanze wurde jetzt, gegenüber der in Fig. 1 (S. 165) abgebildeten Anordnung um 90 Grad um die Vertikalachse gedreht, so daß die durch die beiden Primärblätter von *Phaseolus* und die beiden Säulen des Stativs gehenden Medianebenen zusammenfielen. Ferner wurde der Stahldraht *a* derart zwischen den Backen des Feilklobens befestigt, daß der Widerstand *a—b* senkrecht gegen die Längsachse des Klobens *c* und also auch gegen die Scheiben der beiden Küvetten gerichtet war, zwischen denen das Stativ aufgestellt wurde. Da nunmehr der Auflagepunkt des Blattes in die Mitte zwischen den beiden Küvetten zu liegen kam, deren Abstand etwa 16—18 cm betrug, so konnte dem Moliniahalm des Federwiderstandes nur eine Länge von ca. 7—8 cm gegeben werden. Jedoch ließ sich auch so, durch eine genügende Verkürzung des Stahldrahtes erreichen, daß die Bewegung am Auflagepunkt des Blattes an der Spitze des Moliniahalmes in 5—6facher Vergrößerung wiedergegeben wurde. Durch Anwendung eines 4—5fach vergrößernden Schreibhebels konnte also bequem eine Kurve geschrieben werden, in der die Bewegung des Blattauflagepunktes bis zu 30fach vergrößert erschien. Aus praktischen Rücksichten war es nötig, den Feilkloben *d, c* (Fig. 1) durch Drehung der Muffe *e* um den Eisenstab *f* in eine schief aufstrebende Lage zu bringen. Außerdem mußte natürlich dem Widerstand durch die entsprechende Verschiebung der Muffen usw. die richtige Position gegeben werden, die so reguliert wurde, daß gleichzeitig jedes der beiden Primärblätter von *Phaseolus* gegen einen Widerstand zu wirken hatte.

Durch die Modifikation der Länge und Dicke des Stahldrahts *a*, sowie der Länge des Halmstückes *b* (Fig. 1) am Federwiderstand ist es um so mehr möglich, in der registrierten Kurve eine verschiedene Vergrößerung der Bewegung am Auflagepunkt des Blattes (*h* in Fig. 1) (oder des Blattstiels) zu erhalten, als außerdem noch der Schreibhebel *r* eine weitere Vergrößerung der von der

Spitze des Moliniahalms ausgeführten Exkursionen gestattet. Übrigens habe ich nur ausnahmsweise eine mehr als 40fache und häufig eine geringere Vergrößerung angewandt. (Die Vergrößerungsangaben beziehen sich immer auf die am Auflagepunkt des Blattes ausgeführte Bewegung.) Tatsächlich wird aber auf diese Weise die Bewegung des Blattes in zureichender Weise reduziert. Denn wenn z. B. bei Anwendung einer 40fachen Vergrößerung der Ausschlag in der registrierten Kurve 40 mm beträgt, so wird das Blatt an dem Punkte, wo es dem Federwiderstand aufliegt, nur eine Exkursion von 1 mm ausführen. Dem entspricht aber eine Winkelbewegung des Blattes von ca. 0,7—0,8 Grad, wenn, wie es bei den Blättern von *Phaseolus* häufig der Fall war, der Abstand des Auflagepunkts vom Drehpunkt des Blattes 80 mm betrug. Bei gegebener Vergrößerung ist diese Winkelbewegung natürlich um so mehr reduziert, je geringer die von der Schreibspitze beschriebenen Exkursionen sind.

Wegen der individuellen Differenzen läßt sich der Widerstand immer nur so einrichten, daß ungefähr die gewünschte Winkelbewegung des Blattes herauskommt. Soll dann der realisierte Kurvenausschlag modifiziert werden, so ist dieses am leichtesten und ohne störende Eingriffe durch die Veränderung der Hebelvergrößerung des Schreibzeigers r (Fig. 1) zu erreichen. Das ist aber leicht auszuführen, wenn man den Verbindungsfaden q nur mit ein wenig Klebwachs festlegt, wodurch einerseits eine sichere Fixierung erzielt und andererseits eine leichte Verschiebung der Fadenschlinge auf der Glaskapillare r möglich ist.

Dicke und Länge des Stahldrahts wurden immer so gewählt, daß bei der maximalen Ausbiegung die Elastizitätsgrenze bei weitem nicht erreicht wurde. Bei den Versuchen mit *Phaseolus* kam vielfach Draht von 0,35 mm Dicke in Anwendung. Betrug dann z. B. die Entfernung von Feilkloben c (Fig. 1) bis zum Auflagepunkt des Blattes 18 mm, die Entfernung von diesem bis zur Spitze des Moliniahalms b 180 mm, so würde diese die Exkursionen am Auflagepunkt des Blattes in 11facher Vergrößerung wiedergeben. Tritt dann eine 3fache Vergrößerung durch den Schreibhebel r hinzu, so wird die Bewegung des Auflagepunkts in 33facher Vergrößerung registriert. In dem hier in das Auge gefaßten Falle ergab die Belastung des Auflagepunkts mit 1 g einen Ausschlag der Schreibspitze von 8 mm. Durch einen Kurvenausschlag von 32 mm wurde

also angezeigt, daß der von dem Blatt gegen den Widerstand ausgeübte Druck 4 g entsprach.

Bei den Versuchen mit dem Blattstiel von *Mimosa Speggazzinii* kam zumeist Stahldraht von 0,23 mm, bei den Experimenten mit dem Blattstiel von *Mimosa pudica* gewöhnlich ein Draht von 0,27 mm Durchmesser in Anwendung.

Weil auch bei den auf das beste hergestellten Lagern eine gewisse Friktion besteht, so sind Apparate von der Art des schon (S. 165) erwähnten Hebeldynamometers für unsere Registrierungen weniger geeignet, als ein Federwiderstand, bei dem die geringste Bewegungsbestrebung eine der Energie entsprechende Ausbiegung bewirkt.¹⁾ Tatsächlich werden bei sorgfältiger Handhabung auch noch bei 40facher Vergrößerung die Bewegungsbestrebungen selbst dann schön registriert, wenn, wie bei dem Gelenk von *Mimosa Speggazzinii*, eine absolut geringe Druckenergie gegen die Widerlage entwickelt wird. Da also die beschriebene Methodik für unsere Zwecke ausreichte, so war es nicht angezeigt, zu optischen Methoden zu greifen, die allerdings dann geboten sein könnten, wenn es sich um Registrierungen bei sehr starken Vergrößerungen handelt.²⁾

Da in unseren Versuchen der Stahldraht nur mäßige Krümmungen erfährt, so dürfte bis zur höchsten Inanspruchnahme desselben, wenigstens annähernd, Proportionalität zwischen Last und Biegungspfeil bestehen.³⁾ Empirisch wurde nur ermittelt, daß eine solche Beziehung zwar nicht ganz exakt, aber doch ungefähr für die Ausschlaggröße der Spitze des Schreibzeigers r (Fig. 1) gilt. Bei diesen Versuchen wurde an der Stelle, an der sonst das Blatt dem Widerstand angelegt wird, ein leichtes, aus Karton angefertigtes Wagschälchen mittels eines Drahthäkchens befestigt und dann

1) Hierauf wurde schon von mir hingewiesen l. c. 1907, S. 410, wo auch das Resultat einer automatischen Registrierung bei Benutzung des Hebeldynamometers mitgeteilt ist. Ohne automatische Registrierung der Bewegungen sind natürlich Federwiderstände auch in botanischen Untersuchungen mehrfach benutzt worden. Vgl. z. B. PFEFFER, Druck und Arbeitsleistung 1893, S. 231; MEISCHKE, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 33, S. 347; VÖCHTING, Bericht. d. Botan. Gesellschaft 1888, S. 280. Eine Drahtspirale wurde für bestimmte Zwecke verwandt von BOSE, Plant Response 1906, S. 26.

2) Vgl. PFEFFER, Unters. ü. Schlafbewegungen 1907, S. 286. Siehe auch TIGERSTEDT, Handbuch d. physiolog. Methodik 1910, Bd. I, Abt. I, S. 65.

3) In bezug auf das Hebeldynamometer siehe PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 97.

derjenige Ausschlag der Zeigerspitze bestimmt, den das Auflegen verschiedener Gewichte bewirkte. Zu dem Zwecke wurde der Drehpunkt des Schreibhebels auf den Mittelpunkt eines Kreisbogenstückes eingestellt, das auf einem Kartonblatt mit der Länge des Schreibarmes als Radius ($= 180 \text{ mm}$) beschrieben und dann in mm eingeteilt worden war. In dieser Weise wurde auch bei jedem Versuche der Ausschlag der Schreibspitze für bekannte Belastungen ermittelt, um auf Grund dieser Daten und der registrierten Kurve die Energie abschätzen zu können, welche von dem Blatte gegen den Widerstand entwickelt worden war.

Für uns genügen diese empirischen Erfahrungen und es ist deshalb nicht nötig, zu diskutieren, inwieweit die verschiedenen Übertragungen und andere Faktoren einen Einfluß auf die Ausbiegung der Schreibspitze ausüben. Es sei auch nur darauf hingewiesen, daß mit der Hebung oder Senkung des Blattes auch der mit demselben verkettete Widerstand einen Bogen beschreibt. Diese Bewegungsgröße ist aber an der Auflagestelle des Blattes nur gering und hat, obgleich sie an der Spitze des Widerstands vergrößert erscheint, praktisch keine Bedeutung für das richtige Schreiben der Kurve (vgl. PFEFFER l.c. 1907, S. 281). Auch ist es ohne Belang, daß der zylindrische Stahldraht ein wenig aus der Vertikalen abgelenkt wird, während der größere Widerstand, den eine bandförmige Uhrfeder einer seitlichen Krümmung entgegensetzt, unter Umständen von einiger Bedeutung sein könnte. Schon aus diesem Grunde wurde von der Benutzung von Uhrfedern abgesehen.

Außerdem ist auch der Einfluß anderer Faktoren, wie z. B. ungenügender Fixierungen, Veränderung der Temperatur, der Feuchtigkeit usw., auf das Ganze und einzelne Teile der Apparatur um so mehr in Betracht zu ziehen, als die Anwendung einer ansehnlichen Vergrößerung es mit sich bringen kann, daß unter Umständen eine an sich kleine Dimensionsänderung einen erheblichen Ausschlag der Schreibspitze verursacht. Eine exakte theoretische Abschätzung aller Einflüsse und der sich aus ihrem Zusammenwirken ergebenden Resultante, ist nicht wohl möglich, und so darf ich mich auch hier auf die Mitteilung der summarischen empirischen Ermittlung beschränken, aus der hervorgeht, daß sich durch die Gesamtheit der bei unserer Versuchsanstellung influierenden Faktoren keine wesentliche Störung der registrierten Kurve ergibt, sofern korrekt gearbeitet wird.

Um zunächst summarisch zu prüfen, inwieweit etwa aus der ganzen Apparatur, mit Ausschluß des nicht fixierten Blatteils (Gelenk + Lamina), ein Fehler entspringt, wurde eine Pflanze von *Phaseolus* in der üblichen Weise bandagiert (vgl. S. 166). Also wurde auch der Blattstiel in der angegebenen Weise (bis an das Gelenk) an den Drahtarm befestigt, der aber länger genommen und so zurecht gebogen war, daß er ca. 15 mm über dem Gelenk in ein horizontal gerichtetes Armstück überging. Über dieses Armstück war schon zuvor mittels Schellack ein Moliniahalm von ähnlichen Ausmessungen gekittet, wie sie dem normalerweise auf die Lamina befestigten Halmstück gegeben werden. Der Spitzenteil dieses 90 mm langen Halmstückes wurde in der gewöhnlichen Weise (S. 167) auf einen Drahtwiderstand (Draht 0,35 mm dick) gelegt und befestigt, dessen Bewegungen am Auflagepunkt (in Verbindung mit dem 3fach vergrößernden Schreibhebel) durch die Schreibspitze in 42facher Vergrößerung wiedergegeben wurde.

Diese Zusammenstellung wurde dann, zusammen mit einem Registrierapparat, in der üblichen Weise in dem S. 169 erwähnten Gewächshaus aufgestellt. Obgleich nun die Temperatur täglich zwischen 16—25 C, die Luftfeuchtigkeit täglich zwischen 52 bis 96 Proz. schwankten, zeigte die während 6 Tagen geschriebene Kurve nur geringe Abweichungen von der Geraden. Streckenweise verlief die Kurve so gut wie geradlinig, dann machten sich in nicht ganz bestimmter Wiederholung, geringfügige Hebungen und Senkungen bemerklich, deren Amplitude indes derart war, daß im höchsten Falle die Abweichung von der geraden Mittellinie $1\frac{1}{2}$ mm betrug.

Ein ganz ähnliches Resultat ergab auch ein anderer Versuch, der in dem Nordfenster (S. 170) ausgeführt wurde.

Ansehnlicher können also (abgesehen von Gelenk und Lamina) die aus Apparatur und Außenbedingungen entspringenden Abweichungen auch nicht bei den normalen Versuchen sein, bei denen die Schwankungen von Temperatur und Luftfeuchtigkeit nicht größer und oft geringer waren. Außerdem wurden alle Bedingungen, insbesondere auch das Begießen der Erde, bei den blinden Versuchen in derselben Weise gehandhabt, wie bei den normalen Versuchen. Der Verbindungsfaden *q* (Fig. 1) zwischen Federwiderstand und Schreibhebel maß aber in den blinden Versuchen 250 mm,

während ihm in den normalen Versuchen gewöhnlich nur eine Länge von 110—200 mm gegeben wurde (S. 168), weil der Faden bei Veränderung der Luftfeuchtigkeit eine gewisse Dimensionsänderung erfährt. Diese fällt freilich gering aus, wenn der Baumwollenfaden vor Beginn des Registrierens einmal tüchtig benetzt wird (S. 169). Nachdem hierbei der Baumwollenfaden eine erhebliche Verkürzung erfahren hat, reagiert er (nach dem Abtrocknen) auf Veränderung der Luftfeuchtigkeit wenig und wesentlich geringer als Seidenzwirn oder Kokonfaden, von deren Anwendung deshalb Abstand genommen wurde. Übrigens wird ja die Dimensionsänderung dieses Verbindungsfadens nur durch den Schreibhebel vergrößert.

Ist also der bandagierte Blattstiel nachweislich bis zu dem Gelenk unverrückbar fixiert, so ist es deshalb doch denkbar, daß das Gelenk eine gewisse Einkrümmung erfährt, wenn das Blatt gegen eine Widerlage wirkt. Denn wenn eine Krümmung des Gelenks mit genügender Energie angestrebt wird, ist es unter gewissen Voraussetzungen möglich, daß jene, unter entsprechendem Nachziehen der Lamina und des Federwiderstands, bis zu einem gewissen Grade ausgeführt wird. Nun zeigt aber schon der Augenschein, daß sich die Gestalt des Gelenks nicht ändert und die mikrometrische Messung beweist, daß unter den genannten Bedingungen eine merkliche Krümmung oder Lagenänderung des Gelenks nicht eintritt.

Bei der Ausführung dieser Messungen am Blattgelenk von *Phaseolus* diente als fixer Markstein eine dünne Glaskapillare, die in den Gipsring, der die oberen Enden des Blattstiels und des Drahtarms umhüllt (S. 166), so befestigt war, daß sie sich in geringer Entfernung von der Oberseite des Gelenks befand und zu diesem ungefähr parallel stand, wenn das Gelenk annähernd gerade gestreckt war.¹⁾ In diesem Zustand wurde der auf der Lamina befestigte Moliniahalm auf einen Federwiderstand fixiert, dessen Draht so gewählt war, daß durch die Energie der Bewegungsbestrebungen praktisch keine Ausbiegung entstand. Dann wurde an der Spitze und an der Basis des Gelenks ein kleiner Tuschpunkt angebracht und je ein dadurch kenntlich gemachtes Haar

1) Wenn das Gelenk gerade gestreckt ist, befindet sich die Lamina gewöhnlich in einer etwas nach abwärts geneigten Lage. Näheres bei SACHS, Botan. Zeitung 1857, S. 795.

als Marke benutzt, um den Abstand von der Glaskapillare zu bestimmen. Da diese bis an das obere Ende des Gelenks reichte, so konnte eine bestimmte Stelle ihrer Kante benutzt werden, während andererseits ein Punkt als Marke diene, welcher, gegenüber der an der Basis des Gelenks gewählten Marke, durch einen aufgetragenen Tuschepunkt gewonnen war.

Die Markenabstände wurden dann mittels eines Horizontalmikroskopes und zwar mit einem Objektiv gemessen, dem ein großer Objektastand zukam und bei dessen Verwendung 1 Teilstrich der Skala 0,05 mm entsprach. Bei diesen Messungen, die sowohl am Tage, als auch dann ausgeführt wurden, wenn sich die freien Blätter in Nachtstellung befanden, ergab sich, daß die Distanz der Marken gar nicht oder doch nur um einen Teilstrich variierte.

Zu gleichem Resultat führten andere Messungen, bei denen an der Grenze von Gelenk und Lamina des Bohnenblattes eine ca. 15 mm lange Glaskapillare so befestigt war, daß sie senkrecht gegen das Organ stand. In diesem Falle war es möglich, auch bei stärkerer Vergrößerung (1 Teilstrich = 0,016 mm) und zwar sehr exakt zu messen, indem die Entfernung zwischen der feinen Spitze der Kapillare und einer Nadel kontrolliert wurde, die in geringem Abstand unverrückbar an demselben Stativ befestigt war.

Mit dieser Methode ergab sich ferner, daß (ohne sonstige Formänderung) das obere Ende des Gelenks von *Phaseolus* abends eine Senkung um 4—6 Teilstriche (= 0,064—0,096 mm), also morgens eine entsprechende Hebung ausführte, als der Widerstand so gewählt war, daß am Auflagepunkt täglich eine Oszillation von ca. 1 mm ausgeführt wurde. Da diese Auflagestelle 80 mm von der Gelenkbasis abstand, so wird an dem oberen Ende des 5 mm langen Gelenks eine tägliche Oszillation von ca. 0,06 mm zu erwarten sein, wenn der Ausschlag am Auflagepunkt der Blattspitze 1 mm beträgt. Schon wenn man bedenkt, daß dieser Ausschlag nicht exakt gemessen wurde, so zeigen der berechnete und der gefundene Wert eine befriedigende Übereinstimmung.¹⁾

1) Die Blattbewegung kommt durch die Einkrümmung des ganzen Gelenks zustande, gegen dessen oberes Ende die Lamina eine feste Lage bewahrt. Es handelt sich also um entsprechend andere Verhältnisse als bei einem starren Hebel, der sich um einen festen Punkt dreht. Ein Eingehen auf diese Modalitäten ist aber hier nicht nötig.

Außerdem wurde bei *Mimosa Speggazzinii* festgestellt, daß das primäre Blattstielgelenk keine Krümmung erfährt, wenn die Ausführung der angestrebten Schlafbewegungen durch eine Widerlage gehemmt ist. In diesem Falle wurde auf mikrometrischem Wege (1 Teilstrich = 0,016 mm) der Abstand gemessen zwischen der Spitze eines der Haare auf der Übergangsstelle zwischen Gelenk und Blattstiel und der Spitze einer Nadel, die an dem gleichen Stativ fixiert war.

Aus diesen Resultaten ist zugleich zu ersehen, daß bei *Mimosa* durch die angewandte Bandagiermethode die Gelenkbasis, also auch das diese tragende Stengelstück vollkommen festgelegt sind. Gleiches ergibt sich aus den mitgeteilten Messungsergebnissen für die an das Gelenk stoßende Partie des Blattstiels von *Phaseolus*, wobei aber zu beachten ist, daß unsere Versuche mit Pflanzen angestellt wurden, deren Blattstiel das Wachstum ganz oder doch beinahe eingestellt hatte. Denn wenn das nicht der Fall ist, so wird durch den wachsenden Blattstiel, mit oder ohne Sprengung des Gipsringes, eine allerdings nur allmähliche Fortschiebung des Gelenks erzielt.

Wie sich aus späteren Erörterungen ergibt, war es wichtig, festzustellen, daß das Gelenk keine Krümmung erfährt, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegungen in der von uns angewandten Weise durch einen Widerstand gehemmt wird. Die zur Kontrolle dieser Frage angestellten Versuche zeigen zugleich, daß bei der angewandten Methodik das zwischen Gelenk und Widerstand befindliche Stück eine Ausbiegung wesentlich nur so weit erfährt, als es durch das Nachgeben des Widerstands bedingt ist. Somit ist auch dargetan, daß das Halmstück von *Molinia* (*h* Fig. 1) in zureichender Weise auf dem Blatte von *Phaseolus* befestigt war. Das Halmstück selbst erfährt bei der in Betracht kommenden Druckenergie (vgl. Kap. VI) nur eine minimale elastische Biegung, da bei einem 80 mm langen Halmstück der benutzten Dicke (S. 166) die Belastung des freien Endes mit 4 g an diesem nur eine Senkung von weniger als $\frac{1}{10}$ mm hervorruft. Da ferner ein solches Halmstück höchstens 0,3 g wiegt, so bietet dessen Anwendung allseitig Vorteile gegenüber einem Eisendraht, den ich früher (l. c. 1875, S. 9, 101) in analoger Weise auf dem Blatte befestigte, wie den *Moliniahalm*. Übrigens würde bei dem Arbeiten gegen einen Widerstand eine erheblichere Belastung des Blattes nichts schaden, da

durch dieselbe wohl die Spannung des Widerstandsdrahtes, aber nicht der Gang der durch den Wechsel der Druckenergie bedingten Bewegungen modifiziert wird.

Die an der Auflagestelle erzielte Bewegung wird aber selbst bei den stärksten der angewandten Vergrößerungen korrekt in der Kurve registriert, wenn schwach berußtes Papier benutzt wird. Dieses ist um so mehr der Fall, als die Anpressung und damit die Reibung der Schreibspitze gering sein dürfen, weil sich der Federwiderstand wesentlich in einer Vertikalebene bewegt und demgemäß eine Abhebung der Schreibspitze durch seitliches Ausbiegen des Verbindungsfadens wegfällt.¹⁾ Im allgemeinen erwies es sich ausreichend, wenn dem registrierenden Arm des Schreibhebels ein Übergewicht von 4—5 cg gegeben und dadurch zugleich der Verbindungsfaden q (Fig. 1) gespannt wurde.²⁾ Da dieser auf das freie Ende des Federwiderstands übertragene Zug oft an einem mehr als 100 mm langen Hebelarm wirkte, so wurde dadurch eine immerhin ansehnliche Inanspruchnahme des Stahldrahts verursacht. Diese aufgedrängte Spannung, die man übrigens durch Anhängen eines entsprechenden Gewichts am Moliniahalm äquilibrieren kann, ist aber, wie schon erörtert wurde, für die Registrierung der Bewegungsbestrebungen ohne Bedeutung. Ebenso ist es ohne Belang, daß das Halmstück des Federwiderstands durch den vom Schreibfaden q (Fig. 1) ausgehenden Zug etwas ausgebogen gehalten wird, weil dieses Halmstück durch die von ihm ausgeführten Bewegungen nur wenig aus der Horizontalen abgelenkt und somit die wirksame Ausbiegungsenergie fast nicht verändert wird. Man darf deshalb bei dem Federwiderstand ein dünneres Halmstück verwenden, das aber in meinen Versuchen ebenfalls mit Schellack imprägniert wurde (S. 167).

Schon der Verlauf der Kurven zeigt an, daß, trotz der erheblichen Vergrößerungen, die Bewegungsvorgänge am Auflagepunkt des Blattes exakt registriert werden. Das wird auch durch Kontrollversuche bestätigt, bei denen eine bekannte Druckänderung allmählich und ohne Stoß herbeigeführt wurde. Zu dem Zwecke wurde an dem Auflagepunkt des Federwiderstandes ein etwa 40 mm langes und 3 mm dickes Glasstabstück so an einem Faden aufgehängt, daß dasselbe nur teilweise in das in einem Zylinder

1) PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 275, 281.

2) PFEFFER, l. c. 1907, S. 266.

befindliche Wasser tauchte. Indem man zu diesem durch eine Kapillare langsam Wasser laufen (resp. ablaufen) ließ, wurde das Wasserniveau verändert und damit allmählich eine bekannte Modifikation des wirksamen Gewichtszugs verursacht. Es zeigte sich dabei, daß in der registrierten Kurve auch schon Zugänderungen bemerklich werden, die an der 40fach vergrößernden Schreibspitze nur einen Ausschlag von 0,1—0,15 mm hervorrufen. Diese Empfindlichkeit wird freilich etwas herabgesetzt, wenn der Verbindungsfaden *q* (Fig. 1) aus den bereits (S. 171) angegebenen Gründen über eine leicht bewegliche Rolle geführt ist. Doch läßt sich auch dann noch eine befriedigende Registrierung der Bewegungsbestrebungen erzielen.

Natürlich wird dann, wenn die Bewegungsbestrebung dauernd oder zeitweilig schiefwinklig gegen den Widerstand gerichtet ist, nur die der senkrechten Komponente entsprechende Druckenergie erzeugt. Nun wird zwar auch von einem freien Blatte, das sich in einer schiefen Ebene bewegt, mit der üblichen Methodik (PFEFFER l. c. 1907, S. 265, 284) nur die der Projektion auf die Vertikale entsprechende Ausschlaggröße registriert. Jedoch ist es aus verschiedenen Gründen nicht nötig, daß diese Kurve (resp. Kurvenmodifikation) ganz übereinstimmt mit derjenigen Kurve, die man erhalten würde, wenn man dasselbe Blatt mit der gleichen Bewegungsbestrebung gegen einen Widerstand wirken lassen könnte. Überhaupt ist zu beachten, daß sich schon durch die in der Methodik gebotenen Verhältnisse (z. B. Torsionsbestrebungen im Blatt, Klemmungen am Auflagepunkt usw.) und noch mehr durch die Besonderheiten, welche der Einfluß der äußeren Faktoren auf das in einer Zwangslage gehaltene Blatt mit sich bringt, gewisse Eigenheiten und Abweichungen in der registrierten Kurve ergeben können. Auf diese Punkte werden wir teilweise noch bei der Behandlung der erhaltenen Resultate zu sprechen kommen.

Die für andere Ziele benutzte Methodik wird an den bezüglichen Stellen auseinandergesetzt werden.

Kapitel III.

Der Verlauf der Bewegungsbestrebungen bei mechanischer Hemmung der Bewegungen.

Nach der Behandlung der Methodik wollen wir nunmehr betrachten, wie sich die Bewegungsbestrebungen dann gestalten, wenn die Ausführung der Bewegung durch einen Widerstand gehemmt ist. Diese Verhältnisse wurden hauptsächlich an den Primärblättern von *Phaseolus vulgaris vitellinus* (vereinzelt auch an der Form Tausend für eine)¹⁾, sowie an den primären Blattstielen von *Mimosa Speggazzinii* Pirota und *pudica* L. studiert. Außerdem wurden auch einige Versuche mit dem Endblatt des gedrehten Blattes von *Flemingia* (*Moghania*) *congesta* Roxb., sowie mit dem Blatt von *Impatiens parviflora* DC. ausgeführt. Nur bei dem zuletzt genannten Blatt werden die Bewegungen durch Wachstum, bei allen anderen Blättern durch elastische Dimensionsänderungen (Variation) vermittelt. Abgesehen von *Flemingia*, handelt es sich also um Objekte, die vielfach und auch bei meinen Untersuchungen über Schlafbewegungen 1907 Verwendung fanden. Aus den in dieser Publikation veröffentlichten, sowie aus den in dieser Arbeit noch mitzuteilenden Kurven ist auch der Gang der Bewegungen bei den ungehemmten Blättern zu ersehen. Im wesentlichen spielt sich dieser bei *Phaseolus* derart ab, daß sich die Blätter abends bis zur vertikalen Stellung oder darüber hinaus senken, darauf sich bis zum Morgen zumeist etwas über die Horizontale erheben, um sich dann dieser mehr oder minder zu nähern und in solcher Lage während des Tages längere Zeit zu verharren. Ein analoger täglicher Bewegungsgang wird auch bei dem Blatte von *Flemingia* und von *Impatiens parviflora* ausgeführt. Bei *Mimosa Speggazzinii* und *pudica* senkt sich der primäre Blattstiel

1) Vgl. PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, p. 342.

in der Nachtstellung gewöhnlich etwa 30—70 Grad unter die Horizontale und erhebt sich über diese bis zum Morgen in einem ähnlichen oder zumeist in einem etwas geringeren Maße.

Fixiert man die Blattstiele von *Mimosa* in horizontaler Position, so werden sie also ungefähr in einer Mittellage festgehalten, um die sie bei den Schlafbewegungen und auch dann oszillieren, wenn letztere bei kontinuierlicher Beleuchtung eliminiert sind.¹⁾ Da ferner die Blätter von *Phaseolus* bei Dauerbeleuchtung eine schwach gesenkte, bei normalem Lichtwechsel aber während der Tageszeit eine mehr oder minder horizontale Lage anzunehmen pflegen, so befinden sie sich bei der Fixierung in Horizontalstellung in einer Art Gleichgewichtslage, aus der sie in der mit der Schlaf-tätigkeit verknüpften abendlichen Senkung ohnehin nur transitorisch abgelenkt werden.²⁾ Somit wird durch Festhalten der Blätter in einer abwärts oder aufwärts gerichteten Position (auch bei *Flemingia* und *Impatiens*) eine Zwangslage geschaffen, in der durch den Einfluß verschiedener Faktoren Bestrebungen ausgelöst werden, die auf die Annahme einer der Horizontalen genäherten Gleichgewichtslage hinarbeiten dürften. Es ist also zu erwarten, daß unter solchen Bedingungen Störungen eintreten, und das um so mehr, als täglich die heliotropische Wirkung variiert, die das Blatt am Tage immer wieder in die normale Lichtlage zu bringen sucht. Auf diese und andere Störungen werden wir aber erst später (Kap. IV) eingehen und wollen uns hier allein an diejenigen Bewegungsbestrebungen halten, die bei dem in ungefähr horizontaler Lage festgehaltenen Blatt entwickelt werden. Da sich aber auch dieses in einer gewissen Zwangslage befindet, aus der voraussichtlich Einflüsse und Störungen entspringen, so ist von vornherein zu erwarten, daß bei dem Vergleich der Bewegungen des freien und der Bewegungsbestrebungen des festgehaltenen Blattes im günstigen Falle nur eine Übereinstimmung in den Hauptzügen erhalten wird.

Diesen Erwartungen entsprechen die beobachteten Resultate, aus denen aber zu entnehmen ist, daß in dem gegen einen Widerstand wirkenden Blatt die Bewegungsbestrebungen in der Hauptsache so fortgesetzt werden, wie es der Bewegungstätigkeit des freien Blattes entspricht, und das auch dann, wenn die Ausbiegung

1) PFEFFER, l. c. 1907, S. 380.

2) PFEFFER, l. c. 1907, S. 406.

des Widerstandes und des Blattes auf einen sehr geringen Wert reduziert sind.

Ferner ergaben die Versuche mit den Blättern von *Phaseolus*, daß sich in kontinuierlicher Beleuchtung das Ausklingen der tagesperiodischen Bewegungen und das Auftreten der in einem viel kürzeren Rhythmus verlaufenden autonomen Oszillationen, bei dem freien und dem gehemmten Blatt in ähnlicher Weise abspielen. Da dann die Schlafbewegungen durch die Einführung eines 12 : 12-stündigen Beleuchtungsrythmus in beiden Fällen wieder erweckt werden, so ist damit dargetan, daß die Realisierung der täglichen Bewegungstätigkeit zur Hervorrufung und Unterhaltung der entsprechenden Bewegungsbestrebungen, d. h. der diesen zugrunde liegenden Reaktionen nicht nötig ist. Demgemäß werden ja auch bei dem gehemmten Blatt im täglichen Beleuchtungswechsel die Schlafbewegungen so lange fortgesetzt bis andere Umstände ihr Erlöschen herbeiführen.

Aus dem erwähnten Verhalten bei Dauerbeleuchtung ergibt sich zugleich, daß auch bei dem Hemmen der Bewegungstätigkeit diejenigen Bestrebungen des Blattes von *Phaseolus* zur Geltung kommen, die zu den als autonom bezeichneten Bewegungen führen. Da diese ohnehin bei dem normal schlaf tätigen Blatte von *Phaseolus* öfters nur eine ziemlich geringe Amplitude besitzen, und zuweilen nicht einmal deutlich sind, so ist es schon deshalb verständlich, daß diese Oszillationen in der von dem gehemmten Blatt geschriebenen Kurve nicht immer hervortreten, weil sich leicht störende Aktionen beigesellen werden. Übrigens werden bei *Mimosa pudica* die autonomen Oszillationen, obgleich ihnen eine ziemlich geringe Amplitude zukommt, im allgemeinen auch schön in der Kurve aufgezeichnet, welche die Bewegungen des gehemmten Blattes wiedergibt.

Nach dieser Orientierung wollen wir uns den Figuren zuwenden, in denen ein Teil der registrierten Kurven vorgeführt wird. Bei dieser Darstellung ist in analoger Weise verfahren, wie in meinen Untersuchungen über Schlafbewegungen (1907 S. 276, 310), und wie in diesen sind auch hier die Originalkurven auf $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe reduziert worden. Alle Angaben über Kurvenausschlag, Vergrößerung usw. beziehen sich aber, wie ein für allemal hervorgehoben sei, auf die Originalkurven und um mit diesen in Übereinstimmung gebracht zu werden, müssen also die

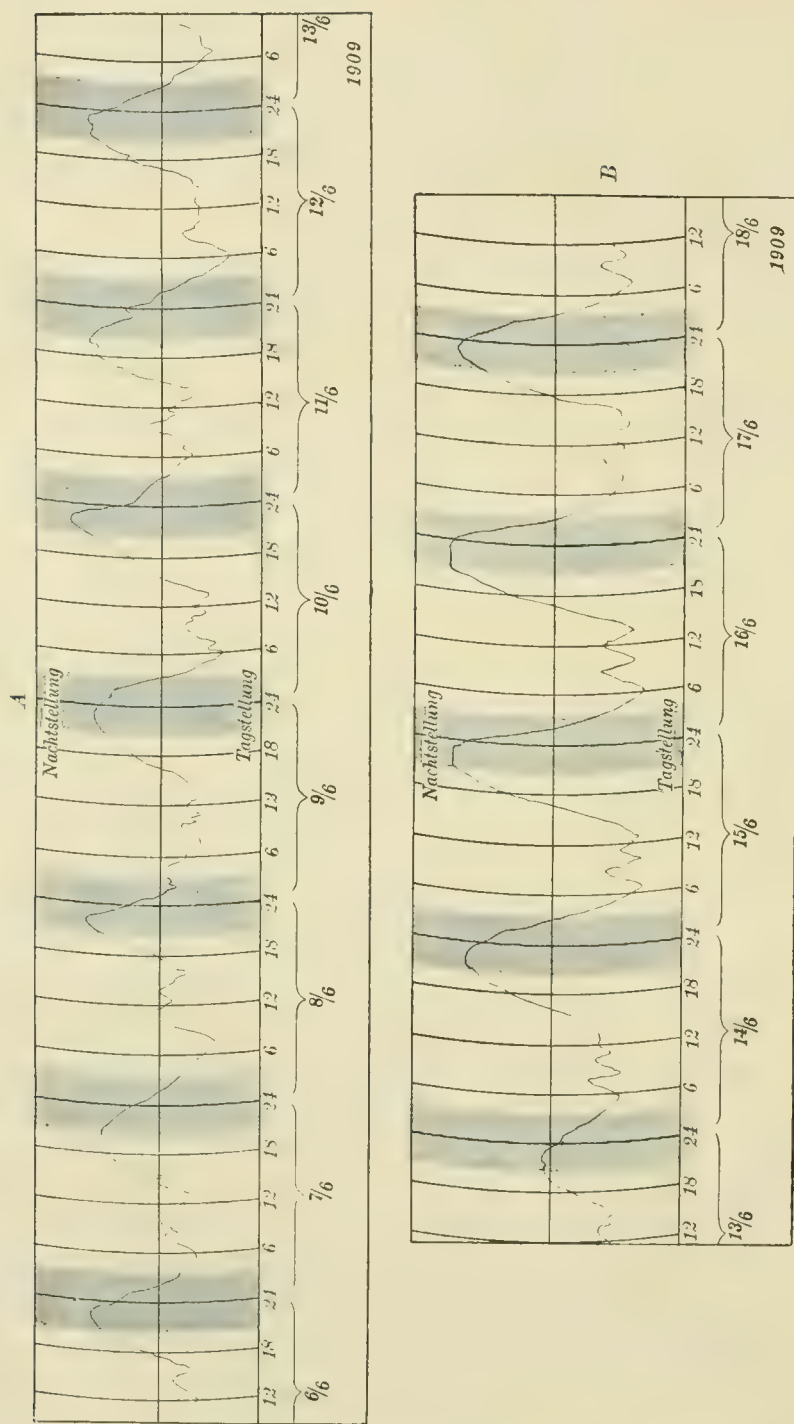


Fig. 2 A und B.

Phaseolus vitellinus. Versuch ausgeführt in dem nach Norden gerichteten Gewächshaus (S. 169, $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe). Die Kurve A wurde von dem gegen einen Drahtwiderstand wirkenden, die Kurve B von dem dann frei gemachten Blatt geschrieben. In dem letzteren Falle vergrößerte der Schreibhebel (90 : 180 mm) 2fach, und die Entfernung von dem oberen Ende des Gelenks bis zu der Anheftungsstelle des Verbindungsfadens war 15 mm (vgl. Pfeffer, l. c. 1907, S. 265). Bei dem Versuche A betrug der Kurvenausschlag bis zu ca. 27 mm. Demgemäß geht die Ausbiegung des Widerstands an der Auflagestelle des Blattes bis zu $\frac{27}{30} = 0,9$ mm, da diese Ausbiegung durch die Spitze des Schreibzeigers in (10 : 3 =) 30facher Vergrößerung wiedergegeben wird. Nun ist der Auflagepunkt des Blattes von der Gelenkbasis ungefähr 90 mm entfernt, und es entspricht also der Ausbiegung von 0,9 mm eine Bewegung des Blatthebels von ca. 0,48 Grad (vgl. S. 171 u. 177 Anm.). — Um einen Ausschlag der Schreibspitze von 27 mm zu bewirken, muß der Auflagepunkt des Blattes mit 3,86 g belastet werden. Da die Entfernung zwischen Auflagepunkt und oberem Gelenkende 85 mm beträgt, so ist die Druckleistung des Blattes in bezug auf das obere Ende des Gelenks einem statischen Moment von $85 \times 3,86 = 328$ g äquivalent (vgl. S. 172).

Abmessungen an den abgebildeten (reduzierten) Kurven um die Hälfte vergrößert werden. Somit wird durch die Angabe der Vergrößerung angezeigt, um wieviel die vom Blatte an der Auflage-

stelle bewirkte Ausbiegung des Widerstandes in der Originalkurve vergrößert erscheint. In welchem Grade bei der Erzielung dieser Vergrößerung der Federwiderstand (Multiplikant) und der Schreibhebel (Multiplikator) beteiligt sind, ist aus der Angabe dieser beiden Faktoren zu ersehen, die in einer Klammer neben der Gesamtvergrößerung stehen, z. B. $(10 \cdot 3 =) 30$ fach. Vgl. auch diese Arbeit S. 171.

Durch die Division des Ausschlags in der Originalkurve mit der Vergrößerungserhält man also umgekehrt die Ausbiegung am Auflagepunkt. Daraus ergibt sich annähernd die Winkelbewegung des Blattes, wenn man annimmt, daß dieses sich als starrer Hebel von bekannter

Länge um einen an der Basis des Blattgelenkes liegenden Punkt dreht. Denn dadurch, daß das ganze Gelenk krümmungstätig ist, wird hier, wo es sich um geringe Bewegungen handelt, keine

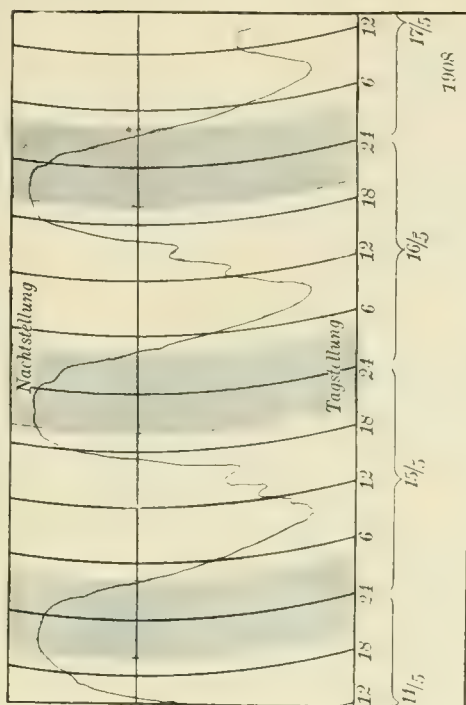
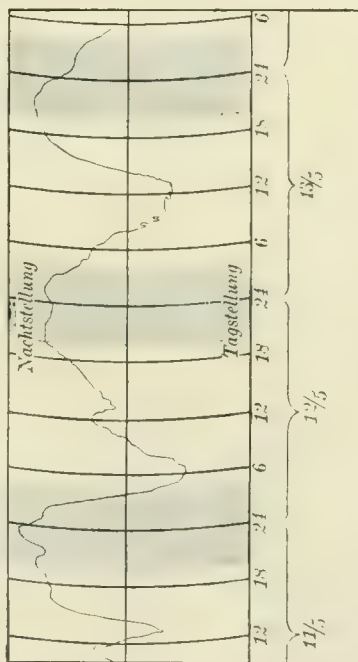


Fig. 3 A und B.

B

Phaseolus vitellinus. Im Nordfenster. Kurve B von dem dann freigemachten Blatt geschrieben. Bei B Schreibhebel 90 : 180 mm, Distanz vom Gelenk bis Anheftungspunkt des Verbindungsfadens am Blatte 20 mm (Pfeffer l. c. 1907, S. 265). — Bei A Kurvenausschlag bis 32 mm bei einer Vergrößerung von 39 ($13 \cdot 3$). Ausbiegung an der Auflagestelle des Blattes also $\frac{32}{39} = 0,82$ mm. Da die Entfernung von der Auflagestelle bis zur Gelenkbasis 78 mm beträgt, so entspricht diese Ausbiegung einer Winkelbewegung des Blattes von ca. 0,6 Grad. Zur Erzielung dieser Ausbiegung muß das Blatt gegen den Widerstand (Entfernung dieses vom oberen Ende des Gelenks = 73 mm) eine Druckenergie entwickeln, der ein statisches Moment von $73 \times 3 = 219$ g entspricht.



A

Versuche (Fig. 2—10) im Tageswechsel, und zwar mit Ausnahme von Fig. 3 im Nordhaus ausgeführt. In allen Fällen wurde durch die vollkommene Schlaftätigkeit der freien Blätter angezeigt, daß

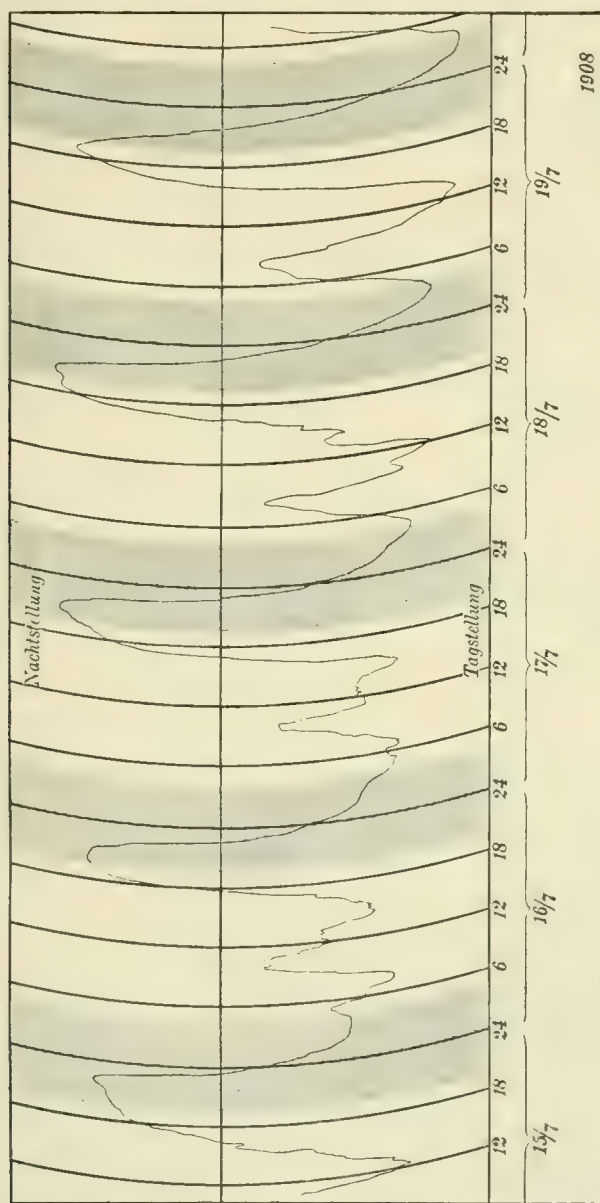


Fig. 5.

Phascolus vitellinus. Nordhaus. Die registrierende Fläche wird in 24 Stunden um ca. 48 mm fortbewegt (vgl. S. 169). Distanz von der Gelenkbasis bis zum Auflagepunkt des Blatthebels 85 mm, vom oberen Ende des Gelenks bis zum Auflagepunkt 81 mm. Vergrößerung der Ausbiegung am Auflagepunkt ($6 \cdot 2 =$) 12-fach. Kurvenausschlag bis 75 mm, also Ausbiegung am Auflagepunkt $\frac{10}{12} = 6,2$ mm und Bewegung des Blattes bis ca. 4,2 Grad. Der im Blatthebel entwickelten Druckenergie entspricht ein statisches Moment von $81 \times 2,8 = 226,8$ g. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

sich die Pflanzen unter günstigen Bedingungen befanden. Eine Angabe über die übrigens normalen Schwankungen der Luftfeuchtigkeit und der Temperatur ist unterlassen, obgleich die erstere stets, die letztere öfters automatisch registriert wurde. Wenn nötig, wurde die zureichende Temperatur durch Heizung des Raumes

hergestellt. Nahezu konstant waren die Temperatur und die Luftfeuchtigkeit bei den Versuchen in künstlicher Beleuchtung, die

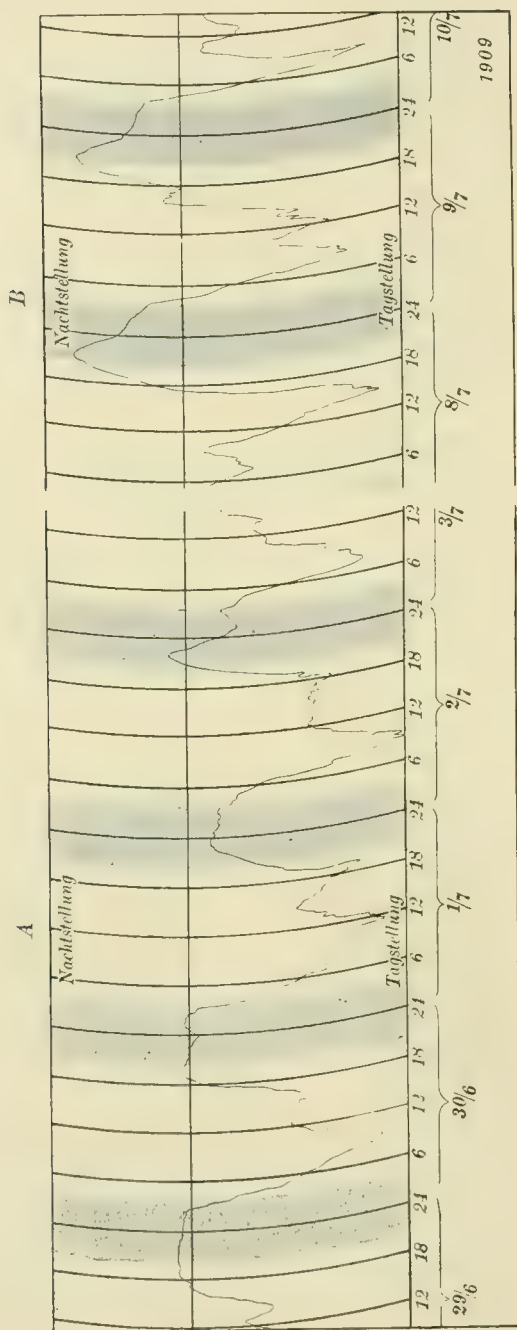


Fig. 6 A und B.

Phaseolus vitellinus. Nordhaus. Gegen Widerstand. Von den Kurven, die zwischen dem 29. Juni und 13. Juli 1909 geschrieben wurden, ist in A das Stück vom 29. Juni bis 3. Juli, in B dasjenige vom 8. bis 10. Juli in $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe dargestellt. — Distanz von der Gelenkbasis bis Auflagepunkt 82,5, von dem oberen Ende des Gelenks bis zum Auflagepunkt 78 mm. Vergrößerung der Bewegung am Auflagepunkt $(11 \cdot 3 = 33)$ 33fach. Kurvenausschlag bis ca. 46 mm, also Ausbiegung am Auflagepunkt bis $\frac{46}{33} = 1,4$ mm, entsprechend einer Winkelbewegung des Blatthebels um ca. $0,97^\circ$ Grad. Der Ausbiegungsenergie des Blatthebels entspricht ein statisches Moment von $78 \times 5 = 390$ g.

nach der in meiner Arbeit über Schlafbewegungen 1907, S. 288 beschriebenen Methode, unter Benutzung von vier Stück 25-kerzigen Tantallampen, ausgeführt wurden.

Zu den Versuchen wurden nur kräftige Pflanzen verwandt, deren Gelenke bei dem Primärblatt von Phaseolus vitellinus eine Länge von 4—5 mm und, von der Ober-zur Unterseite gemessen, einen Durchmesser von 2,8—3,0 mm besaßen. Bei den benutzten Gelenken von Mimosa Speggazinii betrugen die Länge 2—2,5 mm, die

Dicke 1,1—1,3 mm, bei denen von Mimosa pudica 4—4,5 mm und 1,8 mm. Der Widerstandsdraht besaß bei den Versuchen mit

Phaseolus eine Dicke von 0,35 mm und nur bei dem in der Fig. 5 dargestellten Versuch eine solche von 0,5 mm. Bei den Experimenten mit *Mimosa Speggazzinii* wurde ein Stahldraht von 0,23 mm und bei den Versuchen mit *Mimosa pudica* ein solcher von 0,27 mm Dicke benutzt (vgl. S. 172).

Wie sich aus den Kurven Fig. 2—10 ergibt, treten bei den Bewegungsbestrebungen des gegen einen Widerstand arbeitenden Blattes die Schlafbewegungen allgemein klar hervor, sowohl dann, wenn die Bewegungstätigkeit des Blattes fast ganz, als auch dann, wenn sie nicht so weitgehend verhindert wird. Speziell bei *Phaseolus* ist die Ausbiegung des Blattes bei dem Versuch Fig. 2 auf ca. 0,48 Grad, bei dem Versuch 3 *A* auf 0,6 Grad, bei dem Versuch 6 auf 0,97 Grad, also auf $\frac{1}{200}$ — $\frac{1}{100}$ der normalen Schlafamplitude reduziert, die 100 Grad und mehr beträgt. Aber auch dann, wenn, wie in Versuch 8, die Bewegung des gehemmten Blattes 5,8 Grad erreicht, ist dieselbe doch nur ca. $\frac{1}{17}$ der normalen Schlafbewegungen. Daß aber durch den Ausschlag des Widerstands die Bewegungsgröße des Blattgelenkes in zureichender Weise bemessen wird, ist durch die bereits (S. 176) mitgeteilten Kontrollversuche erwiesen.

Die von dem gehemmten Blatt geschriebenen Kurven fallen freilich, sowohl im Verlaufe eines Tages, als auch in den aufeinanderfolgenden Tagen, im allgemeinen nicht so gleichmäßig und unter sich übereinstimmend aus, wie die des freien Blattes (Fig. 2 *B*, 3 *B*).¹⁾ Gegenüber diesem macht sich zum Teil auch eine gewisse Verschiebung des Eintritts der Nacht- und Tagstellung bemerklich. Während der letzteren treten ferner bei dem gehemmten Blatt die autonomen Oszillationen zuweilen mehr oder minder deutlich hervor (Fig. 4 *A*; Fig. 2 *A*), während diese an sich nicht ansehnlichen Oszillationen bei anderen Versuchen, offenbar durch anderweitige Bewegungsbestrebungen, unterdrückt und verdeckt werden. So ist es z. B. in den Kurven Fig. 4 *B*, 5 und 6, wo vielleicht die mehr oder minder deutliche Senkungsbewegung in den Tagesstunden irgendwie mit heliotropischen Einflüssen zusammenhängt.²⁾

1) Vgl. die Kurven bei PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 344 ff.

2) Die autonomen Oszillationen während der Tageszeit sind ohnehin spezifisch und individuell verschieden. Vgl. PFEFFER, l. c., S. 345, 455. Die Fig. 3 zeigt uns ein Beispiel dafür, daß sowohl das freie (*B*), als das gegen eine Widerlage wirkende Blatt diese autonomen Oszillationen nicht deutlich erkennen läßt.

Jedoch kommen noch eine Reihe anderer Faktoren in Betracht, und es ist deshalb nicht auffallend, wenn gelegentlich an einem oder an einigen Tagen die Abweichungen von den normalen Kurven noch ansehnlicher ausfallen, als in unseren Figuren. Übrigens ist bei dem Vergleichen auch zu beachten, daß bei dem freien Blatte mit der fortschreitenden Senkung der Kurvenauschlag für die gleiche Winkelbewegung abnimmt.¹⁾ Da diese Reduktion bei dem gehemmten Blatt ausfällt, so kann bei diesem die Amplitude der autonomen Oszillationen gegenüber der bei den normalen Schlafbewegungen unter Umständen verhältnismäßig gesteigert erscheinen.

Analoge Verhältnisse findet man auch bei den Kurven, welche bei künstlicher Beleuchtung während des rhythmischen Beleuchtungswechsels und zwar bei fast vollkommener Konstanz der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit²⁾ gewonnen wurden. Dabei war in dem Versuch 7 der Widerstand so gewählt, daß das Blatt nur eine Winkelbewegung bis zu ca. 1,2 Grad ausführen konnte.

Die Kurven Fig. 7 und 8 zeigen ferner, daß bei Herstellung kontinuierlicher Beleuchtung die Schlafbewegungen in analoger Weise ausklingen, wie, unter denselben Bedingungen, bei einem freien Blatte, und daß dann, ebenso wie bei diesem, autonome Oszillationen von erheblicher Amplitude einsetzen, die in einem kürzeren Rhythmus verlaufen und fortgesetzt werden.³⁾ Aus den Kurven 7 und 8 ersieht man weiter, daß, ebenso wie bei dem freien, auch bei dem gehemmten Blatt durch Wiedereinführung des 12 : 12 stündigen Beleuchtungswechsels die tagesrhythmische Bewegungstätigkeit wiederum hervorgerufen wird. Eine ähnliche Kurve lieferte auch das andere Primärblatt der zu Versuch 7 benutzten Pflanze, dessen Bewegungstätigkeit gegen einen Widerstand gleichzeitig registriert wurde. Dagegen ließ ich bei der zu Versuch 8 benutzten Pflanze das freigelassene zweite Primärblatt gleichzeitig eine Kurve schreiben, die ebenso ausfiel wie in meinen früheren Versuchen (l. c. 1907, S. 346). Endlich wurden noch bei einer anderen Pflanze gleichzeitig die Bewegungsbestrebungen beider Primärblätter registriert, während dieselben gegen einen

1) PFEFFER, l. c. 1907, S. 278, 341.

2) PFEFFER, l. c. 1907, S. 290.

3) Vgl. PFEFFER, l. c. 1907, Fig. 22 p. 346, sowie über autonome Bewegungen ebenda S. 455.

auch gegen einen Widerstand als Bewegungsbestrebungen zur Geltung kommen. Neben diesen Hauptzügen sind natürlich auch bei diesen Kurven die schon erwähnten kleinen Abweichungen und Unregelmäßigkeiten zu erwarten und zu finden.

In den auf *Mimosa Speggazzinii* bezüglichen Kurven Fig. 9 sind die vom gehemmten Blattstiel (*A*) und die vom freien Blattstiel (*B*) geschriebenen Kurven auffallend ähnlich und demgemäß sind in beiden Kurven nur geringe sekundäre Oszillationen zu erkennen.¹⁾ Diese, sowie überhaupt Unregelmäßigkeiten machten sich übrigens mehr oder minder bei dem Arbeiten gegen einen Widerstand in den mit zwei anderen Blattstielen von *Mimosa Speggazzinii* angestellten Versuchen bemerklich. Dabei waren bei diesen die Bewegungsbestrebungen nicht mehr gehemmt, als bei dem Versuche, welcher der Fig. 9 zugrunde liegt, bei welchem der gegen den Widerstand arbeitende Blattstiel eine Bewegungsamplitude bis zu 2,4 Grad ausführte.

Vergleichen wir in Fig. 10 die von dem freien Blattstiel der *Mimosa pudica* geschriebene Kurve *A*²⁾ mit derjenigen, welche gleich nach dem Anbringen eines Widerstands registriert wurde (*B*), so sehen wir, daß beide zunächst in den Hauptzügen übereinstimmen. Allmählich nimmt aber bei *B* die Amplitude der Kurve dadurch ab, daß die abendliche Senkung reduziert und Hand in Hand damit die maximale Senkung des Blattstiels von den Nachtstunden auf die Nachmittagsstunden verlegt wird. Da diese Modifikation auch bei dem wieder freigemachten Blatt beibehalten wird, so ist sie damit als eine Folge der Veränderung der Eigenschaften und Reaktionsfähigkeiten gekennzeichnet, die sich zuweilen auch an dem stets freibeweglich gebliebenen Blatt einstellt.³⁾ Inwieweit etwa der Eintritt dieser Veränderung durch die Hemmung der angestrebten Bewegung befördert wurde, muß dahingestellt bleiben, da ich in dieser Richtung keine Untersuchungen ausführte. Übrigens wurde diese Modifikation der Schlafbewegungen bei einem Versuch mit einem anderen Blatt nicht beobachtet. — Beachtenswert ist, daß bei dem Blattstiel von *Mimosa pudica* die autonomen Oszillationen, bei dem gegen einen Widerstand arbeitenden Blattstiel, in der üblichen Weise fort-

1) Vgl. auch die Kurven bei PFEFFER, l. c. 1907, S. 380.

2) PFEFFER, l. c. 1907, S. 379. 3) PFEFFER, l. c. 1907, S. 384.

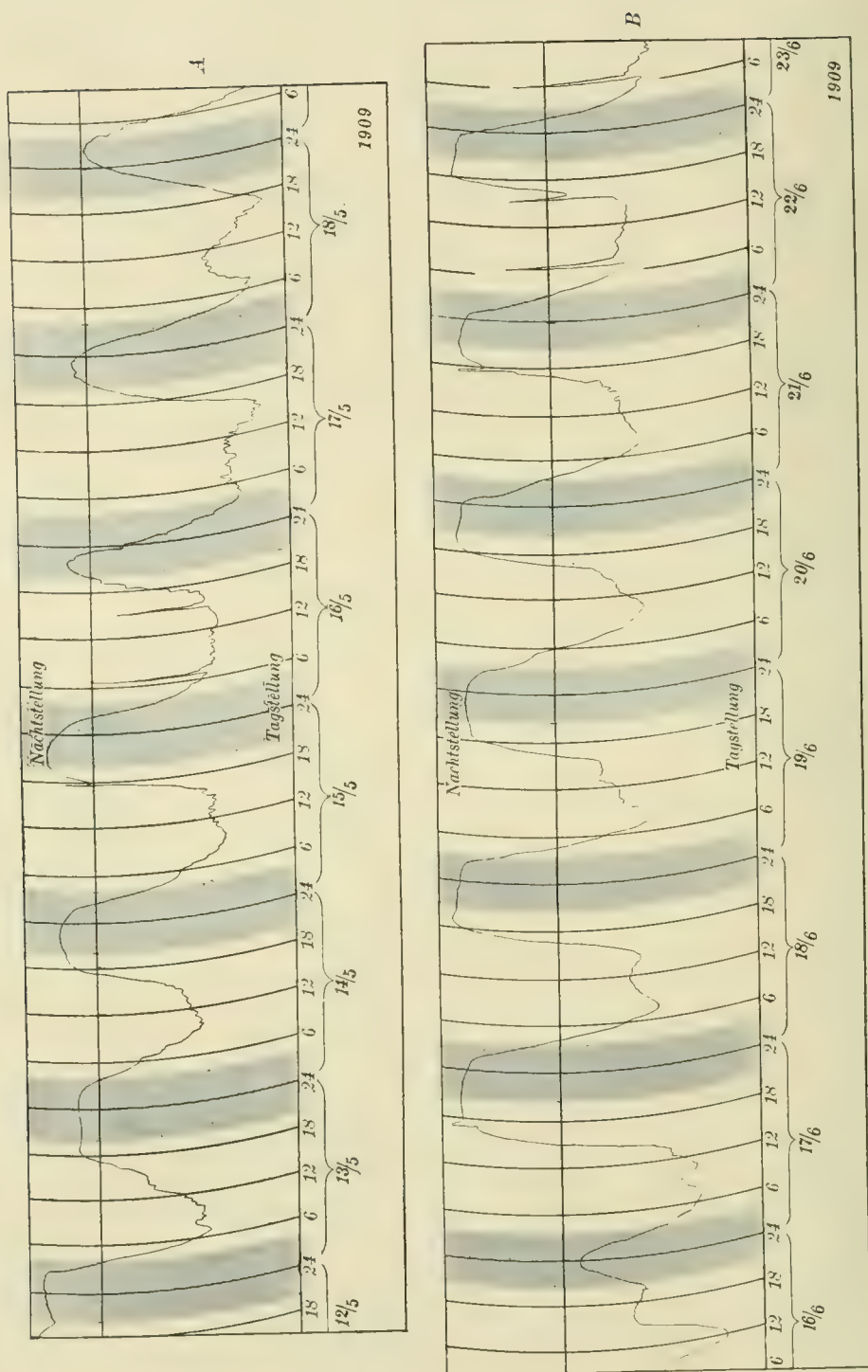


Fig. 9 A und B.

gesetzt werden und das auch dann, wenn die Schlafbewegungen die angegebene Veränderung erfahren haben.

Mimosa Spegazzinii. Nordhaus. Das benutzte Blatt besaß einen 23 mm langen Blattstiel und ein Fiederpaar, dessen Strahlen durch einen Faden so zusammengebunden wurden, daß sie miteinander dauernd einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel bildeten (vgl. PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 384). Der Blattstiel wurde am 12. Mai auf den Federwiderstand gelegt, auf dem er bis zum 16. Juni 1909 verblieb. Jedoch wurde zunächst nur bis zum 19. Mai die Bewegung registriert. (Ganz ähnlich wie diese Kurve fiel aber auch diejenige aus, die entstand, als der Schreibzeiger am 12. Juni wiederum dem Registrierapparat angelegt worden war. Am 16. Juni 9 Morgens wurde dann der Widerstand entfernt, der Schreibhebel sofort angelegt und dann die in Fig. 9 B reproduzierte Kurve geschrieben. Bei der Registrierung des sich frei bewegenden Blattstiels war der Verbindungsfaden 15 mm von dem oberen Gelenkende entfernt angebracht und wurde die Bewegung durch den Schreibzeiger (90 : 180 mm) 2fach vergrößert (vgl. PFEFFER, l. c. 1907, S. 265, Fig. 1). — Bei den Versuchen gegen den Widerstand betrug die Entfernung dieses von der Gelenkbasis 22 mm, von dem oberen Ende des Gelenks 19 mm. Vergrößerung vom Auflagepunkt ab $(9,75 \cdot 4 =)$ 39fach. Ausschlag der Kurve bis 35 mm, also Ausbiegung an der Auflagesstelle bis $35 = 0,897$ mm, was einer Bewegung des Blatthebels von ca. 2,4 Grad entspricht. — Die zu solcher Ausbiegung im Blatthebel entwickelte Energie ist äquivalent einem statischen Moment von $19 \times 1,167 = 22,2$ g. — In der Kurve A ist am 16. Mai, in der Kurve B am 22. Juni je zweimal der Erfolg einer Stoßreizung registriert. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

Auch ein Versuch mit dem Endblatt des gedrehten Blattes von *Flemingia congesta* ergab, daß die von dem gehemmten Blatt geschriebene Kurve (analog wie bei *Phaseolus*) in den Hauptzügen mit der von dem freien Blatt aufgezeichneten Kurve übereinstimmt (vgl. die Kurven Kap. V Fig. 23, 24). Ferner wurde von mir¹⁾ früher beobachtet, daß bei den gegen das Hebeldynamometer wirkenden Endblättchen von *Trifolium pratense* speziell auch die hier ansehnlichen autonomen Bewegungsbestrebungen fortgesetzt werden.

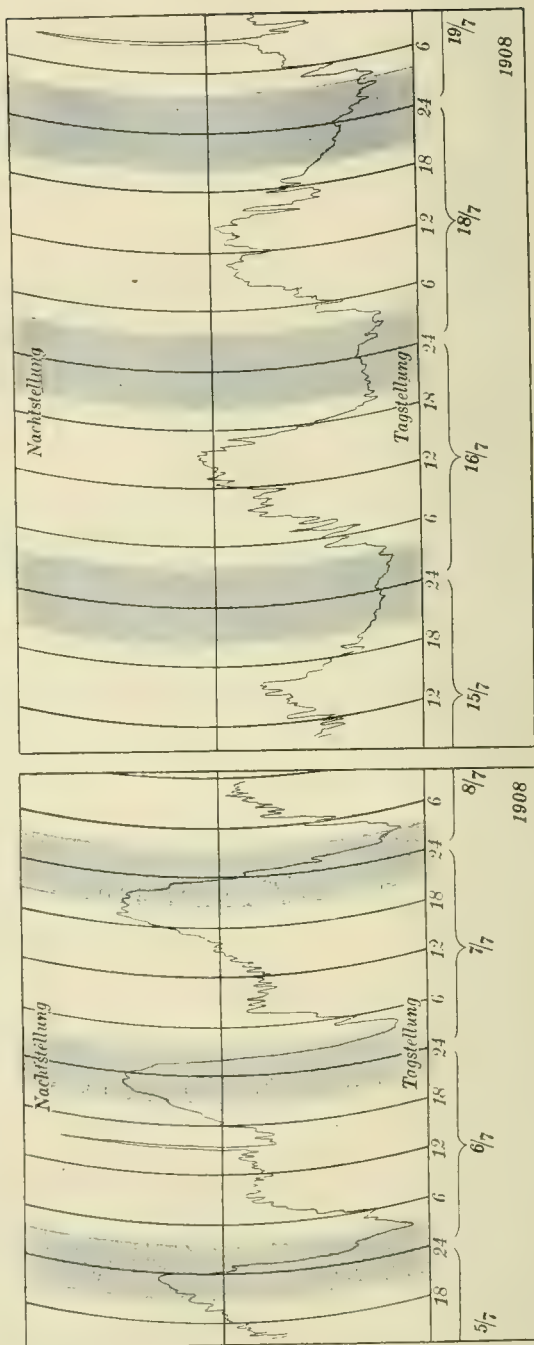
Schon nach diesen Erfahrungen darf es als sicher angesehen werden, daß in den Hauptzügen dasselbe für alle durch Variation vermittelten Schlafbewegungen gilt. Offenbar kommt auch denjenigen Bewegungen, welche vermittelt Wachstum ausgeführt werden, ein analoges Verhalten zu. Es ergibt sich das aus den noch mitzuteilenden Erfahrungen und findet Bestätigung in einem Versuch, den ich neuerdings mit dem Blatte von *Impatiens parviflora* ausführte. In diesem Fall wurde die Pflanze, in Anpassung an die besonderen Verhältnisse, so bandagiert, daß der Blattstiel bis in die Nähe der Lamina fixiert und daß auf dieser ein Moliniahalms derart befestigt war, daß eine basale Zone der Lamina frei und somit bewegungsfähig blieb.²⁾ Während ein solches Blatt nur eine geringe Ausbiegung des Federwiderstands bewirkte,

1) PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 109.

2) PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 284 und diese Arbeit S. 164.

wurde bei Tageswechsel eine ähnliche Kurve geschrieben, wie von einem freien Blatte.¹⁾ Natürlich kamen auch bei dem gehemmten Blatte alle die Nachteile zur Geltung, welche durch die Verlängerung der wachstumstätigen Bewegungszone bedingt sind (PFEFFER, l. c., 1907, S. 284, 387).

Bei dem Hinwegräumen der Widerlage wird natürlich die gegen diese entwickelte Energie zu einer entsprechenden Einkrümmung des Gelenks und zu einer Bewegung des Blattes führen, wie das bei jedem groben Versuch zu sehen ist. Wie die Aktion im näheren verläuft, wenn z. B. das Blatt von Phaseolus in der Tagstellung fixiert und zur richtigen Abendzeit befreit wird, ist aus Fig. 11 zu ersehen. Zunächst hat sich das abends 8 Uhr losgemachte Blatt sogleich eine Strecke schnellend fortbewegt, um dann mit allmählich nachlassender Senkungsbewegung gegen 10 Uhr nachts annähernd die volle Nachtstellung zu erreichen. Analog verläuft, wie Fig. 12 zeigt, der Übergang in die Tagstellung, wenn das Blatt von Phaseolus



1) Vgl. die Kurven bei PFEFFER l. c. 1907, S. 389ff.

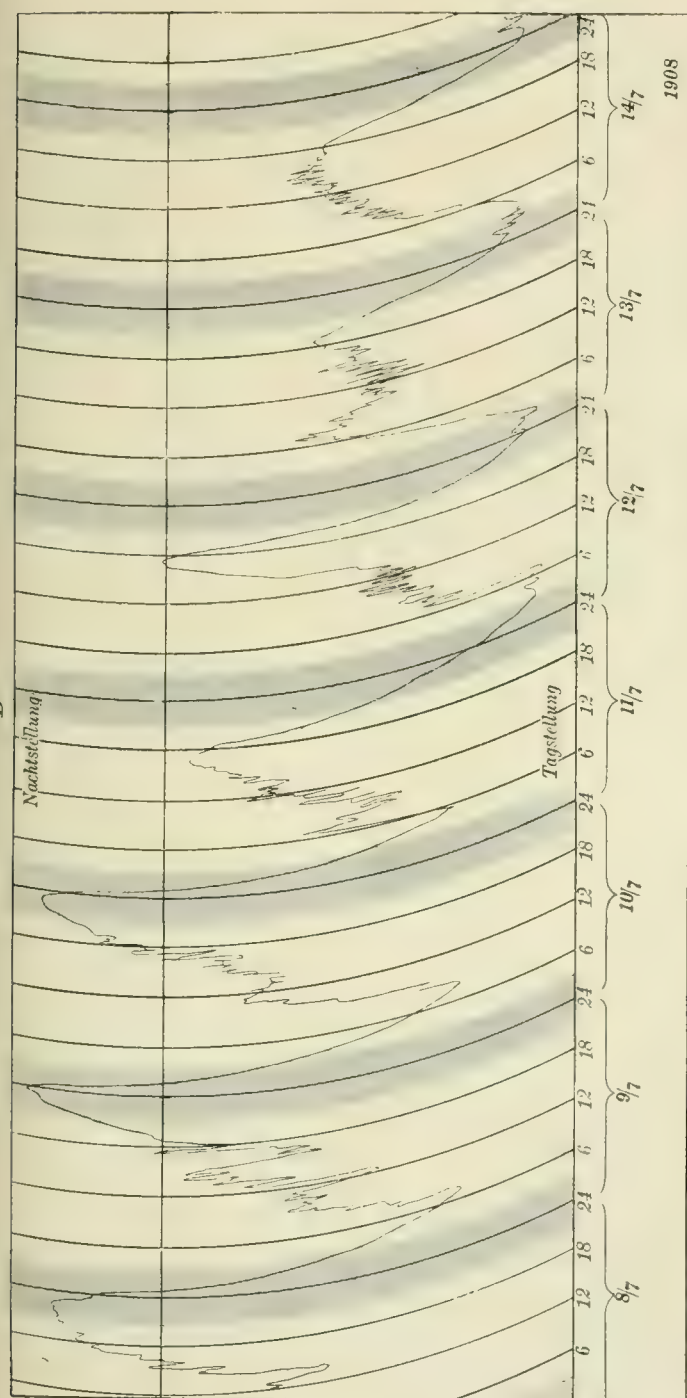


Fig. 10 A, B und C.

Mimosa pudica. Nordhaus. Ausgewachsenes kräftiges Blatt mit 50 mm langem Blattstiel und 2 Paar Fiederstrahlen, die durch Umbinden mit einem Faden dauernd in einer nach vorn gerichteten Lage gehalten wurden. Die Kurve A wurde von dem freien, die Kurve B von dem gegen einen Federwiderstand wirkenden und die Kurve C wiederum von dem freigemachten Blattstiel geschrieben. Bestimmte Verhältnisse brachten es mit sich, daß bei der Kurve C eine Trommel benutzt werden mußte, bei der die Schreibfläche etwas langsamer ca 48 mm in 24 Stunden) fortbewegt wurde. Bei dem freien Blatte war der Verbindungsfaden 35 mm vom Gelenk entfernt angebracht, und es wurde ein Schreibzeiger von 90 : 180 mm angewandt. — Bei den Versuchen mit Widerstand betrugen die Entfernung von der Gelenkbasis bis zur Auflagestelle des Blattstiels 35 mm, die Entfernung von dem oberen Ende des Gelenks bis zur Auflagestelle 30 mm. Ausschlag der Kurve B bis zu 80 mm. Dem entspricht eine Ausbiegung an der Auflagestelle von $30 \times 2,5 = 75$ mm und eine Winkelbewegung des Blattstiels von ca. 4 Grad, da die Ausbiegung an der Auflagestelle $(8 \cdot 4 =) 32$ fach vergrößert wurde. — Die gegen den Auflagepunkt entwickelte Energie entspricht einem statischen Moment von $30 \times 2,1 = 63$ g. — Bei A ist am 6., bei C am 19. Juli der Erfolg einer Stoßreizung registriert. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

in voller Nachtstellung festgelegt und dann 6 Uhr 12 Minuten morgens, also zu einer Zeit losgemacht wird, in der sich gegen die Widerlage die volle, auf die Tagstellung abzielende Energie

Analog wie bei unseren Versuchen spielt sich natürlich der Verlauf der Dinge ab, wenn das Fortschreiten der Bewegung durch eine natürliche Widerlage gehemmt wird, wie das z. B. geschieht, wenn sich die Blättchen von *Albizzia*, *Mimosa* usw. aneinander pressen oder wenn sich das Blatt von *Phaseolus* usw. dem Stengel anlegt.¹⁾ Auch dann wird sich der Gang der Druckentwicklung gegen die Widerlage in der üblichen Weise abwickeln, wie das auch der Verlauf derjenigen Bewegungstätigkeit anzeigt, die sich nach der Entfernung des Widerstands einstellt.

Da, wie die Erfahrungen bei künstlicher Beleuchtung zeigen (S. 190), die Wiederhervorrufung, sowie die zeitliche Verschiebung der Schlafbewegungen auch dann eintreten, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegungen mechanisch gehemmt ist, so ist damit erwiesen, daß die Fortdauer der Bewegungsbestre-

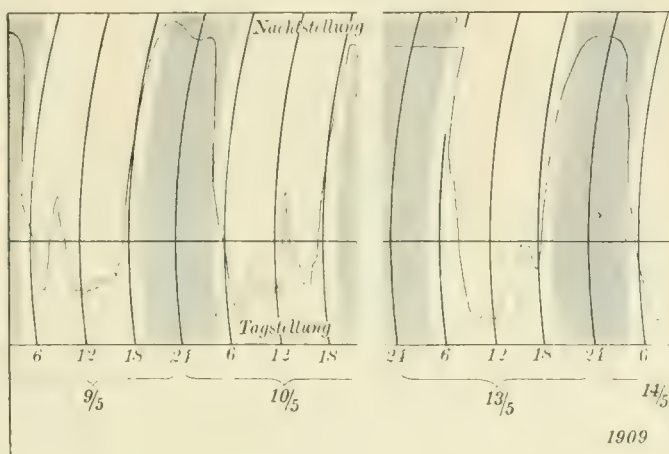


Fig. 12.

Phaseolus Tausend für eine. Nordhaus. Distanz vom Gelenk bis zum Verbindungsfaden 19 mm; Schreibhebel 90:180 mm. — Das Blatt wurde in der bei der Fig. 11 angegebenen Weise vom 10. Mai 7 U. 5' Abends bis 13. Mai 6 U. 12' Morgens festgelegt. Von dem Kurvenblatt ist ein Teil ausgeschnitten, so daß von der während der Fixierzeit geschriebenen geraden Linie in der Figur nur der Anfangs- und Endteil vorhanden sind. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

bungen auch bei den im Tageswechsel gegen einen Widerstand arbeitenden Pflanzen nicht etwa auf einer Nachwirkung der zuvor realisierten Bewegungstätigkeit beruhen kann. Das ist auch deshalb ausgeschlossen, weil die Bewegungsbestrebungen des gegen einen Widerstand wirkenden Blattes längere Zeit mit gleicher Energie fortgesetzt werden, während man doch ein allmähliches Nachlassen und Ausklingen erwarten müßte, wenn es sich in dem angedeuteten Sinne um eine Nachwirkung handelte. Zugunsten

1) Vgl. PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 48; Schlafbewegungen 1907, S. 410.

einer solchen Auffassung kann aber nicht angeführt werden, daß die Energie der Bewegungsbestrebungen (die Ausschlagamplitude der Kurven) bei den gegen einen Widerstand arbeitenden Objekten schließlich abnimmt. Denn eine derartige Abnahme tritt früher oder später auch bei denjenigen Blättern ein, die ihre normalen Schlafbewegungen ohne jede Unterbrechung ausführten.

Ein Beispiel für die volle Erhaltung der Bewegungsenergie während langer Zeit liefert der in Fig. 9 (S. 194) dargestellte Versuch mit dem Hauptblattstiel von *Mimosa Speggazzinii*. Denn als die Bewegungen dieses vom 12. Mai bis zum 16. Juni (während 35 Tagen) durch einen Widerstand gehemmt waren, ergab die registrierte Kurve bis zuletzt einen ungefähr gleichgroßen Ausschlag.¹⁾ Ein solches Gleichbleiben der Bewegungsamplitude während 7 Tagen zeigt u. a. auch die in Fig. 2 *A* dargestellte Kurve, die sich auf ein gegen einen Widerstand arbeitendes Blatt von *Phaseolus* bezieht. Bei einem solchen wurde ferner keine Verminderung des Ausschlags während 14 Tagen in dem Versuch beobachtet, von dem in den Fig. 6 *A* und *B* zwei Teilstücke der Kurve wiedergegeben sind. In einer hier nicht reproduzierten Kurve war sogar eine Gleichheit des Ausschlags noch nach 21 Tagen vorhanden. Weiter ist aus der Fig. 7 *A* und *B* (vgl. auch die Figurenerklärung) zu ersehen, daß bei künstlicher Beleuchtung den nach 12 Tagen durch den Beleuchtungswechsel wiedererweckten Schlafbewegungsbestrebungen dieselbe Energie zukam, wie zu Beginn des Experiments.

Hatte aber bei dem gehemmten Blatt der Kurvenausschlag nachgelassen, so ergab sich auch, wenigstens in den von mir geprüften Fällen, bei den in Freiheit gesetzten Organen (Primärblätter von *Phaseolus* und Hauptblattstiel von *Mimosa Speggazzinii*) eine ähnliche Verminderung der Amplitude der Schlafbewegungen. Somit hatte sich eine bleibende Reduktion der Bewegungstätigkeit eingestellt, die schließlich auch bei den stets frei gebliebenen Blättern einzutreten pflegt.²⁾ Ob nun vielleicht der Eintritt und der Verlauf dieser Abnahme durch die mechanische Hemmung

1) Vgl. die Erklärung zu Fig. 9. — Eine gewisse Verschiebung der Mittelage des Blattes, wie sie die Kurve Fig. 9 *A* zeigt, tritt auch häufig und zuweilen sogar in erheblichem Grade bei freibeweglichen Blättern ein.

2) Vgl. auch die S. 193 erwähnte Veränderung der Schlafbewegungen des Hauptblattstiels von *Mimosa pudica*.

der angestrebten Bewegungen beschleunigt werden, habe ich, weil nebensächlich, nicht untersucht. Im allgemeinen macht es den Eindruck, daß eine solche Beschleunigung stattfindet, doch ist eine sichere Entscheidung nicht so einfach, weil sogar die Blätter desselben Individuums erhebliche Differenzen zeigen können. Auffallend würde eine solche Beeinflussung nicht sein, da durch das Festhalten der Blätter immerhin besondere Bedingungen geschaffen werden, die sehr wohl in irgend einer Weise influieren könnten (vgl. Kap. IV).¹⁾

Wir hatten bis dahin nur die Bewegungstätigkeit und die Bewegungsbestrebungen unter konstanten Bedingungen im Auge, ohne zu berücksichtigen, inwieweit etwa durch das Anlegen und das Entfernen der Bandagen Störungen verursacht werden. Allerdings werden durch ein einmaliges, vorübergehendes Ausbiegen bis etwa um 60 Grad die Schlafbewegungen des Blattes von *Phaseolus* nicht oder nur wenig alteriert (vgl. Fig. 18 ff. Kap. V), und bei dem Blattstiel von *Mimosa Speggazzinii* und *pudica* hat die Auslösung einer Stoßreizung keinen wesentlichen Einfluß. Als aber in einem Versuch (Fig. 13) ein Blatt von *Phaseolus* um 12¹¹, mittags (am 11. Mai) während 5 Minuten wiederholt bis zu 70 Grad aufwärts und abwärts gebogen worden war, erhob es sich am nächsten Tag nicht bis zur normalen Tageslage, die dann am folgenden Tag (13. Mai) erreicht wurde. Diese Störung wurde noch ansehnlicher, als am 14. Mai um 8^{1/2} morgens dasselbe Blatt ziemlich schnell nicht nur bis zu 90 Grad aufwärts und abwärts bewegt, sondern auch seitlich gezerrt worden war. Denn nun erhob es sich bis etwa zur halben Tagesstellung, stieg am nächsten Tage (16. Mai) etwas höher und brachte es in den drei folgenden Tagen beinahe bis zur horizontalen Lage. Offenbar war also in diesem Falle eine gewisse bleibende Schädigung des Blattes herbeigeführt worden.

So weitgehende mechanische Eingriffe werden aber bei dem vorsichtigen Bandagieren und Befreien des Blattes nicht ausgeübt.

1) Es wäre sogar denkbar, daß die Zwangslage eine Veränderung in den Zellwandungen der normal ausgewachsenen Gelenke und dadurch eine Reduktion der Bewegungsfähigkeit veranlaßt. Tatsächlich hat das Festhalten der nach geotropischer Krümmung strebenden Organe in horizontaler Zwangslage zur Folge, daß die Wandungen gewisser Zellen erheblich verdickt werden. Vgl. BÜCHER, Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, Bd. 43, S. 271

Nach diesem Befreien wurden aber, besonders bei dem Blatt von *Phaseolus*, wiederholt weitergehende Störungen beobachtet, für welche die Kurve Fig. 14 ein Beispiel bietet. Man sieht, daß nach der Entfernung des Widerstands um 12 mittags an diesem Tage (2. Mai) keine deutliche Abendsenkung auftritt, die sich aber am 3. Mai zur üblichen Zeit einstellt. Darauf ist am 4. Mai die Abendsenkung wieder nur schwach angedeutet, die darauf am 5. Mai ähnlich ausfällt wie am 3. Mai und die durch weitere Steigerung allmählich bis zum 7. Mai diejenige Amplitude erreicht, die fernerhin eingehalten wurde. In anderen Fällen fiel die Schlafbewegung ebenfalls am ersten Tage unbestimmt oder mäßig aus, um in den folgenden Tagen, ohne eine nochmalige Depression, den bleibenden Ausschlag anzunehmen, der wohl öfters etwas hinter der ursprünglichen Schlafamplitude zurückblieb.

Da so weitgehende Störungen nicht wohl durch die mäßigen Zerrungen bei dem Entfernen des Widerstands bewirkt sein können, so muß offenbar, in Verbindung mit dem Festhalten des Blattes in einer Zwangslage, irgendein die Reaktions- oder Aktionsfähigkeit des Blattes beeinflussender Zustand geschaffen worden sein, der nach dem Befreien des Blattes schnell oder langsamer eliminiert wird. Derartige Störungen können aber auch ohne eine weitgehende Hemmung der Bewegungstätigkeit eintreten. Denn dieselben kamen, wie später (Kap. V) mitzuteilende Versuche zeigen, zuweilen auch zustande, wenn das Blatt von *Phaseolus* von der angehängten Last befreit wurde, durch die es zwar etwas gesenkt gehalten, aber nicht an der Ausführung der immerhin noch ansehnlichen Schlafbewegungen gehindert wurde.

Jedenfalls wird der Schluß, daß die Bewegungsbestrebungen bei Konstanz der Widerlage fort dauern, nicht durch diese transitorischen Reaktionen berührt, die ja nur als eine Folge des Wechsels der Bedingungen auftreten. Mangels spezieller Studien vermag ich näheres über die Ursachen und Bedingungen der fraglichen Störungen nicht anzugeben und muß auch dahingestellt lassen, ob sich dieselben besonders bei den schon älteren Blättern einstellen. Sollte sich ferner ergeben, daß diese Störungen bei den Blättern von *Mimosa* immer nur in geringem Grade auftreten, so würde auch zu erwägen sein, ob das vielleicht in irgend einer Weise damit zusammenhängt, daß bei den Blättern von *Phaseolus*

die Befähigung zur Schlaf-tätigkeit in weit höherem Maße von einer geotropischen Induktion abhängt.¹⁾

Durch die mitgeteilten Erfahrungen wird also zunächst in bezug auf die Variationsbewegungen erwiesen, daß die den Schlafbewegungen zugrunde liegenden Bewegungsbestrebungen in der Hauptsache auch dann entwickelt werden, wenn die Ausführung der Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist, wobei, wie direkte Messungen ergaben (S. 176), auch die Krümmung des Gelenks verhindert wird. Demgemäß spielen sich unter dem Einfluß des täglichen Beleuchtungswechsels sowohl bei dem freien, als auch bei dem gehemmten Blatt diejenigen Reaktionen ab, durch welche die Energie gewonnen wird, vermöge derer in dem einen Falle die Bewegungstätigkeit, in dem anderen Falle der Druck gegen die Widerlage erzielt wird.

Diesen Beziehungen entsprechend ergeben sich auch bei kontinuierlicher Beleuchtung analoge Resultate für das freie und für das gehemmte Blatt. Bei beiden klingen demgemäß im Dauerlicht die Schlafbewegungen aus und lassen sich durch den Beleuchtungswechsel auch dann von neuem hervorrufen, wenn die Zeit der Beleuchtung und Verdunkelung z. B. um 12 Stunden verschoben wird. Aus dieser Wiederauslösung der geschwundenen Schlafbewegung durch den Beleuchtungswechsel folgt zugleich, daß die Fortdauer der Bewegungsbestrebungen in dem gehemmten Blatt nicht etwa durch Nachwirkungsbewegungen bedingt ist. Das ist auch deshalb unmöglich, weil die Bewegungsbestrebungen bei dem gegen eine Widerlage wirkenden Blatt lange Zeit mit voller Energie anhalten (S. 199).

Somit ist die übrigens auch nicht durch wirkliche Argumente gestützte Annahme von LEPESCHKIN²⁾ irrig, nach der bei den

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., 1904, Bd. 2, S. 508.

2) LEPESCHKIN, Beihefte z. botan. Centralblatt 1909, Bd. 24, S. 337, 355. — Somit sind diejenigen Schlußfolgerungen dieses Forschers hinfällig, die auf der Voraussetzung basieren, daß die durch die realisierte Einkrümmung verursachte Gegenreaktion für das Zustandekommen der Schlafbewegungen unerläßlich sei. Freilich muß ich gestehen, daß ich nicht weiß, ob ich den Gedankengang des Verfassers überall richtig erfaßt habe, was ja möglicherweise damit zusammenhängt, daß LEPESCHKIN die deutsche Sprache begreiflicherweise doch nicht so beherrscht, wie seine Muttersprache. Daraus erklären sich vielleicht auch verschiedene irrige Angaben in bezug auf die von mir mitgeteilten Tatsachen und Auffassungen. So wirft u. a. LEPESCHKIN (l. c. S. 340) eine Stelle (PFEFFER, Schlafbewegungen, 1907, S. 415, vgl. auch S. 378), an der in unzweifelhaftester Weise nur von der lange

Schlafbewegungen nur die Einkrümmung des Gelenks durch eine photonastische Reaktion, der Rückgang dagegen durch die Realisierung der Krümmung verursacht sein soll. Denn aus den von uns¹⁾ ermittelten Tatsachen ergibt sich, daß eine Einkrümmung im Gelenk nicht nötig ist, daß sich vielmehr der Verlauf der Expansionsänderungen in den antagonistischen Gelenkhälften, also ebenso die Kette der Reaktionen, die für die Erzielung der Schlafbewegungen notwendig ist, auch ohne jede Einkrümmung des Gelenks abspielt. Da aber im allgemeinen bei jeder Ablenkung eine gewisse Gegenreaktion zu erwarten ist, so wird eine solche wohl auch bei der Einkrümmung des Gelenks nicht ganz fehlen.²⁾ Indes geht aus später (Kap. V) mitzuteilenden Erfahrungen hervor, daß gerade bei den uns hier beschäftigenden Gelenken, wenigstens durch eine gewaltsame Einkrümmung, vielfach nur eine sehr geringe Gegenreaktion ausgelöst wird.

Augenscheinlich spielen sich bei unseren Pflanzen auch die

bekannten Tatsache die Rede ist, daß bei *Mimosa pudica* ein plötzlicher Lichtwechsel in analoger Weise eine schnelle Reizbewegung auslösen kann, wie eine Erschütterung, mit anderen Mitteilungen von mir (l. c. S. 383) zusammen, die sich auf die ebenfalls bekannte Tatsache beziehen, daß der Blattstiel dieser Pflanze auf Verdunkelung mit einer photonastischen Hebung antwortet, und kommt auf Grund dieser Irrungen zu dem Schlusse, daß diese photonastische Reaktion, entgegen meinen Angaben, nicht nur bei plötzlicher, sondern auch bei allmählicher Verdunkelung eintrete und nicht so schnell verlaufe wie die durch Erschütterung ausgelöste Reizbewegung. In Wirklichkeit stimmen aber meine Mitteilungen, insoweit sie sich tatsächlich auf diese photonastische Reaktion beziehen (PFEFFER, l. c. S. 383, Fig. 30, S. 379), was die Tatsachen betrifft, mit den Angaben LEPESCHKIN's (l. c. S. 340ff., 356) überein, der in dieser Hinsicht auch nur bestätigt, was schon früher bekannt war (PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 74). Ferner sagt z. B. LEPESCHKIN (l. c. S. 348), daß ich bei Versuchen mit *Mimosa Speggazzinii* von unten mittelst eines Spiegels beleuchtet habe, während in der zitierten Beschreibung der von mir angewandten Methodik (PFEFFER, l. c. 1907, S. 289) ausdrücklich steht, daß zu meist dafür gesorgt war, daß die Blattoberseiten (analog wie im Tageslicht) etwas stärker beleuchtet wurden. Im Zusammenhang mit diesem Irrtum gibt LEPESCHKIN (l. c. S. 348) auch fälschlich an, daß ich Versuche mit *Mimosa Speggazzinii* nur im künstlichen Licht angestellt hätte, während von mir (l. c. 1907, S. 383) ausdrücklich gesagt ist, daß Verdunkelungsversuche mit dieser Pflanze im Zimmer und im Nordhaus ausgeführt wurden.

1) Wie bereits in der Einleitung (S. 163) bemerkt ist, wurden diese Verhältnisse in den Hauptzügen schon früher (Periodische Bewegungen 1875, S. 97; Schlafbewegungen 1907, S. 410, 418) von mir durch Versuche ermittelt, bei denen durch die Widerlage zwar eine weitgehende, aber doch nicht eine so weitgehende Reduktion der Ausbiegung erzielt wurde, wie in den neuen Versuchen.

2) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 365, 596 usw.

als autonom¹⁾ zu bezeichnenden Bewegungen in ähnlicher Weise bei den freien und gehemmten Blättern ab. Denn wahrscheinlich wird es durch das Eingreifen anderweitig erzielter Ablenkungen bewirkt, daß bei dem gehemmten, im Tageswechsel befindlichen Blatt von *Phaseolus* die autonomen Oszillationen nicht immer deutlich hervortreten.²⁾ Dagegen stellen sich die autonomen Oszillationen in analoger Weise bei dem freien und dem gegen einen Widerstand wirkenden Blatte von *Phaseolus* dann ein, wenn bei Dauerbeleuchtung die Schlafbewegungen ausklingen. Bei *Mimosa pudica* treten aber die autonomen Bewegungen im Tageswechsel in ähnlicher Weise bei den freien und den gehemmten Blättern hervor (Fig. 10), während die unter den gleichen Bedingungen von dem freien und dem gehemmten Blatte der *Mimosa Speggazzinii* geschriebene Kurve nur ganz geringe sekundäre Oszillationen aufzuweisen pflegt (Fig. 9). Mit dieser hauptsächlichsten Übereinstimmung ist zugleich gesagt, daß sich auch bei mechanischer Hemmung der Bewegungsbestrebungen die Reaktionsketten so abspielen, daß ebenso bei dem mechanisch gehemmten Blatt eine analoge Verschiebung und Unterdrückung der autonomen Bewegungen im Tageswechsel resultiert, wie es für die freibeweglichen Blätter von *Mimosa* und *Phaseolus* bekannt ist.³⁾

Wie schon (S. 195) bemerkt ist, wird sich aller Voraussicht nach ein in den Hauptzügen ähnliches Verhalten bei allen mittelst Variation schlafenden Organen finden. Ferner dürften sich wohl auch die selbstregulatorisch gelenkten Prozesse, die zu den autonomen Bewegungen führen, allgemein dann abspielen, wenn die Realisierung der angestrebten Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist. Das gilt z. B. ebenso für die autonomen Oszillationen der Seitenblättchen von *Desmodium gyrans*, bei denen tatsächlich eine relativ ansehnliche Energie gegen eine Widerlage entwickelt wird. Es wird dieses schon durch das plötzliche Fortschnellen angezeigt, welches dann eintritt, wenn das Blättchen von einem Widerstand abgleitet,

1) Vgl. PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 455; Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, S. 379.

2) Ebenso wie beim freien, kommen natürlich auch bei dem gehemmten Blatt immer nur die resultierenden Bewegungstendenzen zum Ausdruck. Es ist deshalb wohl möglich, daß sich unter bestimmten Einwirkungen und Bedingungen auch bei dem gehemmten Blatt eine abweichende Bewegungsbestrebung als Resultante ergibt (vgl. Kap. IV).

3) Vgl. PFEFFER, Schlafbewegung 1907, S. 455.

von dem es einige Zeit in seiner Bewegung aufgehalten worden war. Auch zeigt der Versuch, daß die durch eine Stoßreizung ausgelöste Reaktion des Hauptblattstiels von *Mimosa* eine ähnliche Kurve für das freie und das in seiner Bewegung gehemmte Blatt liefert.¹⁾

Analoges wie für die Variationsbewegungen gilt sicherlich auch für die durch Wachstum vermittelten Schlafbewegungen. Tatsächlich wurde eine solche hauptsächlich Übereinstimmung in einem Versuch gefunden, bei dem das wachstumtätige Blatt von *Impatiens parviflora* gegen eine Widerlage wirkte (S. 195). Für das Blatt dieser Pflanze, sowie für die durch Temperaturschwankungen ausgelösten Schlafbewegungen der Perigonblätter von *Tulipa* und *Crocus*, wurde zudem von WIEDERSHEIM²⁾ ermittelt, daß die mit dieser Bewegungstätigkeit verknüpften Wachstumsbestrebungen auch dann eintreten, wenn die Ausführung der angestrebten Krümmung durch geeignete Bandagierung unmöglich gemacht ist. Das Gleiche wurde von FITTING³⁾ für die Ranken festgestellt. Auch in diesen Fällen wird also die zeitliche Reihenfolge der Wachstumsverschiebungen und Wachstumsbeschleunigung, unabhängig von der Realisierung der Einkrümmung, durch den Verlauf der durch den Reizanstöß ausgelösten Prozesse so reguliert, daß zunächst die Einkrümmung und weiterhin die Rückkrümmung, bzw. bei mechanischer Hemmung die dementsprechenden Krümmungsbestrebungen zur Geltung kommen. In diesem Sinne sind diese Verhältnisse, sowie auch die mögliche Mitbeteiligung der durch die erzielte Einkrümmung erweckten Gegenreaktion in meiner Physiologie⁴⁾ behandelt, auf die ich somit verweisen darf.

1) Vgl. für *Mimosa* Fig. 9 A und B und Fig 10 C. — Die Mitteilung weiterer graphischer Versuchsergebnisse für *Mimosa* kann hier unterbleiben. Siehe auch PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 111.

2) WIEDERSHEIM, Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 40, S. 243, 247, 271.

3) FITTING, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, S. 578.

4) PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 429, 516, 524. — An diesen Stellen ist schon darauf hingewiesen, daß man z. B. eine photonastische Reaktion auch dann als durch den Lichtwechsel erzeugt ansprechen darf, wenn die rückgängige Bewegung etwa eine Folge der durch die Einkrümmung hervorgerufenen Gegenreaktion ist. Denn korrekterweise wird man den ersten, faßbaren Anstoß als Veranlassung bezeichnen dürfen, von dem sich in kausaler Abhängigkeit tatsächlich alle die vielleicht sehr mannigfachen Vorgänge befinden, die sich im Verlaufe der Reizkette sukzessive abspielen und wiederum die (natürlich bei der Aufklärung zu bestimmenden) nächsten Anstöße von Teilgrößen im Gesamtvorgang sein können. Vgl. auch PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 1, S. 4.

Aus der Tatsache, daß eine jede Wachstumsbestrebung gegen einen entgeg tretenden Widerstand einen gewissen und zum Teil einen sehr ansehnlichen Druck entwickelt, ergibt sich ganz allgemein, daß die jeweiligen Wachstumsbestrebungen nicht durch mechanische Hemmung zum Stillstand gebracht werden.¹⁾ Es wird das ebenso wohl dadurch angezeigt, daß der gegen eine unüberwindbare Widerlage ausgeübte Druck, durch entsprechende Regulierung der Wachstumstätigkeit, allmählich bis zu dem möglichen Maximum ansteigt, als auch dadurch, daß ein passender Widerstand von dem fortwachsenden Organ fortgeschoben wird, sobald die genügende Außenleistung erreicht ist.²⁾ Da solches für alle Wachstumsvorgänge gilt, gleichviel wie sie gerichtet sind und ob sie selbstregulatorisch oder durch äußere Anstöße usw. erweckt oder dirigiert werden, so sind auch die durch Wachstum vermittelten Schlafbewegungen nur Spezialfälle dieser generellen Beziehungen. Das Gleiche gilt somit z. B. auch für die tropistischen Reaktionen, durch die, wie es besonders für die geotropischen Reaktionen bekannt ist, gegen eine Widerlage eine sehr hohe Druckenergie entwickelt werden kann.³⁾

1) Auf Fälle, in denen möglicherweise durch den Kontaktreiz ein Stillstand der Wachstumstätigkeit veranlaßt wird, haben wir hier nicht Rücksicht zu nehmen. — Bei dem Plasmodium der Myxomyceten kann durch die mechanische Hemmung der angestrebten amöboiden Bewegungstätigkeit eine besondere Reaktion hervorgerufen werden. PFEFFER, Zur Kenntnis d. Plasmahaut u. d. Vakuolen 1890, S. 277 Anmerk. (Abhandl. d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd XVI).

2) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 144, 891.

3) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 657.

Kapitel IV.

Der Einfluß ungewöhnlicher Ablenkung auf den Verlauf der Bewegungsbestrebungen.

Alle Veränderungen, welche der normale Gang der Schlafbewegungen durch irgendwelche Ursachen erfährt¹⁾, werden im allgemeinen auch in dem Verlauf der gegen einen Widerstand zur Geltung kommenden Bewegungsbestrebungen hervortreten. Diese können aber unter Umständen außerdem noch durch die mechanische Hemmung der Blattbewegung und die hierdurch hergestellten Konstellationen in geringem oder hohem Grade beeinflußt und modifiziert werden (vgl. S. 180, 182).

So wird z. B. durch die gewaltsame Ablenkung aus der Gleichgewichtslage eine mit der Größe der Ablenkung steigende heliotropische Reizwirkung veranlaßt, die zu Reaktionen von hohem energetischen Wert, also auch zu ansehnlichen Ausschlägen in der registrierten Kurve führen kann, weil die günstige Reizstellung dauernd erhalten bleibt, die mit dem Realisieren der Bewegungsbestrebungen abnimmt und schwindet. Auf diese Weise können also unter bestimmten Bedingungen in der vom gehemmten Blatt geschriebenen Kurve erhebliche Störungen gegenüber dem normalen Gang der Schlafbewegungen verursacht werden, die sich tagesrhythmisch wiederholen.

Ferner hängt bei gewissen Pflanzen, wie z. B. bei *Phaseolus*, die nyktinastische Reaktionsfähigkeit in der Weise von der geotropischen Induktion ab, daß mit dem Aufstellen in inverser Lage der Gang der Schlafbewegungen umgekehrt und daß bei der Eli-

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 501. Es ist dabei zu beachten, daß einige der dort vorgetragenen Auffassungen im näheren durch meine Untersuchungen über Schlafbewegungen 1907 eine gewisse Modifikation erfahren haben. — Speziell über Einfluß von Heliotropismus vgl. PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 365; über *Mimosa pudica* ebenda S. 384.

minierung der einseitigen Schwerkraftwirkung an Klinostaten die Schlafätigkeit sistiert oder bis zu einem gewissen Grad reduziert wird.¹⁾ Möglicherweise tritt also ein derartiger Erfolg auch dann ein, wenn das gerade gestreckte Bewegungsgelenk zwangsweise in einer vertikalen Lage gehalten wird. Vielleicht wird ein gewisser Einfluß auch schon dadurch erzielt, daß bei vertikal abwärts gerichteter Lage des Blattes der Spitzenteil des eingekrümmten Bewegungsgelenkes mehr oder minder in die Vertikallage kommt und daß demgemäß die geotropische Reiz- und Induktionswirkung von der Spitze gegen die Basis des gekrümmten Gelenks zunimmt. Zudem erscheint es möglich, daß auch durch die einseitige Beleuchtung ein dorsiventraler Induktionszustand geschaffen wird, der, in analoger Weise wie der geotropische Induktionszustand, bei gewissen Pflanzen von großer, bei anderen von geringer Bedeutung für die nyktinastische Reaktionsfähigkeit ist.

Aus diesen und anderen Erwägungen, die hier nicht ausgemalt werden sollen, ergibt sich, daß beim Festhalten in der Tagstellung geringere Abweichungen zu erwarten sind, und in der Tat haben die Erfahrungen gezeigt, daß im allgemeinen der Charakter der Schlafbewegungen gut eingehalten wird, wenn das Blatt in ungefähr horizontaler Lage gegen den Widerstand arbeitet (S. 182). Zur Erreichung eines solchen Resultates muß allerdings mit Sorgfalt verfahren und u. a. auch dafür gesorgt werden, daß keine ungewöhnlichen heliotropischen Wirkungen, somit auch keine seitliche Beleuchtung eintreten, durch welche Torsionsbestrebungen hervorgerufen werden können, die sich ohnehin leicht geltend machen, wenn ein Blatt in stark abwärts oder aufwärts gerichteter Lage gehalten wird.

Wir wollen indes diese Verhältnisse nicht weiter verfolgen und auch nicht auf andere Faktoren eingehen, durch welche unwesentliche oder ansehnlichere Differenzen in den von dem freien und den von dem gehemmten Blatt geschriebenen Kurven veranlaßt werden können. Ein näheres Studium dieser Verhältnisse war zum Zwecke der Konstatierung der Hauptbeziehungen nicht geboten. Ich habe mich deshalb auch darauf beschränkt, besonders mit dem Blatt von *Phaseolus vitellinus* eine Anzahl Versuche anzustellen, bei denen das Blatt zwangsweise in aufwärts oder ab-

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 508.

wärts gerichteter Lage gehalten wurde. Die hierbei gewonnenen Resultate entsprechen in der Tat im allgemeinen den Erwartungen.

Bei diesen Versuchen wurde teilweise mit einem Federwiderstand in der S. 165 angegebenen Weise gearbeitet. In einem anderen Teil der Experimente wurde aber das Blatt, wie Fig. 15 zeigt, durch einen über eine Rolle r geführten, durch das Gewicht g

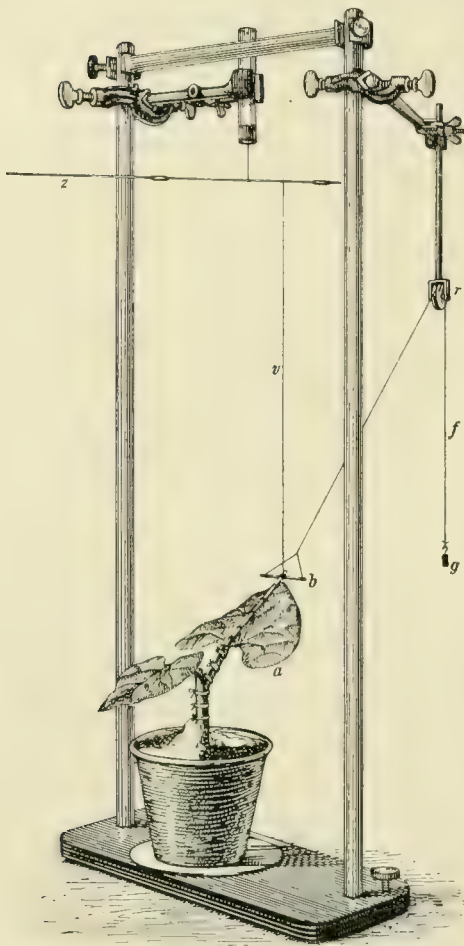


Fig. 15.

gespannt gehaltenen Fadens f in einer aufwärts abgelenkten Lage gehalten. Da mit dem Senken des Blattes der Angriffswinkel des Spannfadens verkleinert, die wirksame Zugkomponente also vergrößert wird, so konnte auch unter diesen Bedingungen die Bewegung des Blattes ansehnlich eingeschränkt werden. Die Befestigung des Spannfadens f an den beiden Enden des Halmstückes b , das mittelst Siegelack senkrecht an der Spitze des auf dem Blatte angebrachten Moli-nialhalms (S. 166) fixiert war, geschah, um die Wirkung der öfters zur Geltung kommenden Torsionsbestrebungen des Blattes tunlichst zurückzudrängen. Mittelst des Verbindungsfadens v wurde die Bewegung auf den Schreibhebel z übertragen.

Das graphische Resultat eines in dieser Weise mit dem Primärblatt von *Phaseolus vitellinus* ausgeführten Versuchs ist in Fig. 16

wiedergegeben. Das Blatt war hierbei gegen das Fenster gerichtet und die Zusammenstellung war so ausgeführt, wie es die Figurerklärung angibt, aus der auch zu ersehen ist, daß die Bewegungsamplitude auf 8—9 Grad eingeeengt war. Wie die Figur zeigt, haben die Bewegungsbestrebungen einen Charakter angenommen, der wesentlich verschieden von dem Gang der normalen Schlafbewegungen ist. Denn im allgemeinen tritt jetzt die

tiefste Senkung des Blattes (= höchste Hebung der Kurve) in den Mittagsstunden, also zu einer Zeit ein, in der sich die Blätter

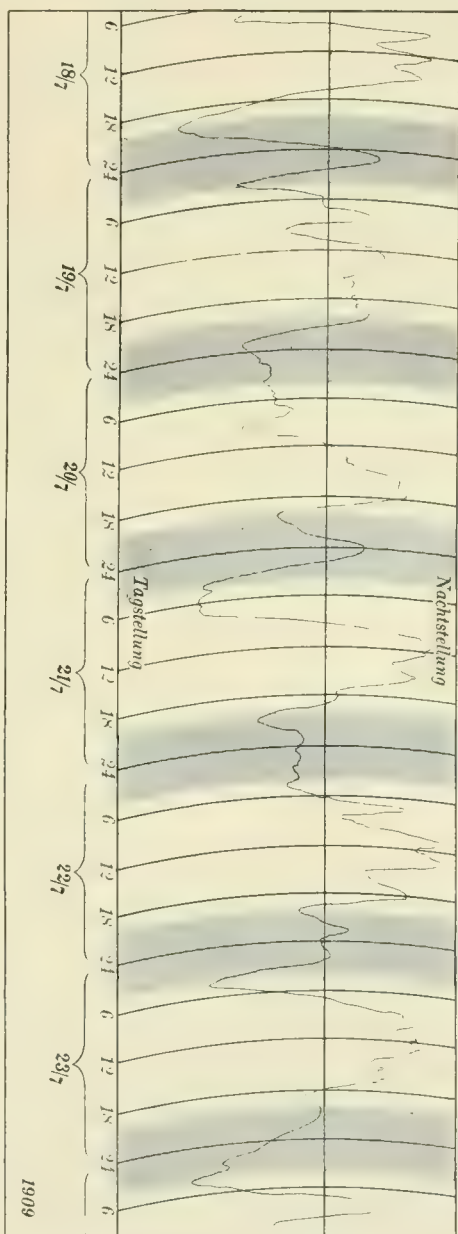


Fig. 16.

Phaseolus vitellinus. Im Nordfensterkasten, in dem die einseitige Beleuchtung dadurch verstärkt wurde, daß die gegen das Zimmer gerichtete Scheibe des Innenfensters mit dunklem Stoff behangen war. Das Versuchsblatt war nach außen gerichtet. Nachdem sogleich nach der Bandagierung der Faden f (Fig. 15) während 5 Tagen durch 3 g gespannt gehalten worden war, wurde am 18. Juli 8 Morgens das Spannungsgewicht auf 5 g erhöht und dann die hier in $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe wiedergegebene Kurve geschrieben. Das Blatt stand im Mittel etwa 40 Grad, der Faden ca. 60 Grad über Horizontal, so daß die beiden miteinander einen Winkel von ca. 160 Grad bildeten. Das als Querbalken mittelst Siegelack an dem Blatt-Moliniahalm befestigte Halmstück b (Fig. 15) maß 90 mm und war 82 mm von dem oberen Ende des Blattgelenks entfernt. Diese Distanz betrug für die Anheftungsstelle des Verbindungsfadens $v = 77$ mm; der Schreibzeiger (45 : 180 mm) bewirkte eine 4fache Vergrößerung. Da die Ausbiegungen der Kurve bis 45 mm betragen, stellt sich der Ausschlag am Auflagepunkt auf 11,2 mm. Dem entspricht eine Bewegung des Blattes von 8—9 Grad.

normalerweise in voller Tagstellung befinden. Gegen Abend beginnt dann die Hebung des Blattes (= Senkung der Kurve), durch die dieses zum Teil (18/7; 21/7 auf 22/7) schon in den Nachtstunden die höchste Erhebung erreicht, die an anderen Tagen (21/7; 23/7;

24/7) erst in den frühen Morgenstunden, also ungefähr zu der üblichen Zeit eintritt.

Diese Resultate dürften wohl in der Hauptsache Erfolge heliotropischer Wirkungen sein, durch die erzielt wird, daß das freie Blatt eine abwärts gewandte Lage annimmt, in der es mehr oder weniger senkrecht gegen die Haupteinfallrichtung des Lichts orientiert wird.¹⁾ Dementsprechend wird in dem zwangsweise in einer aufwärts abgelenkten Lage gehaltenen Blatt eine energische heliotropische Bewegungsbestrebung ausgelöst, die gewöhnlich zur Zeit der größten Lichtintensität, also in den Mittagsstunden den höchsten Wert erreichen und dadurch vermutlich bewirken wird, daß das Blatt zu dieser Zeit (als Resultante) mit der höchsten Energie auf Senkung hinarbeitet. Die sich gegen Abend anschließende Hebungsbewegung würde dann als Folge der nachlassenden heliotropischen Reizwirkung zu verstehen sein, der dann freilich ein solcher Energiewert zukommen muß, daß das gleichzeitig durch den Gang der Schlafbewegungen bedingte Senkungsbestreben überwunden wird. Von der jeweiligen Energie und Kombination dieser Faktoren wird es abhängen, ob sich die höchste Erhebung des Blattes schon vor Mitternacht oder erst in den Morgenstunden einstellt und inwieweit die fraglichen Bestrebungen durch zwei Maxima in der Kurve zum Ausdruck kommen (vgl. Fig. 16 19,7—20,7; 20,7—21,7). Da insbesondere der heliotropische Faktor von den wechselnden Beleuchtungsverhältnissen abhängt, so ist schon deshalb verständlich, daß die Kurve für die aufeinanderfolgenden Tage nicht gleich ausfällt und daß sie während der Tageszeit zum Teil erhebliche sekundäre Oszillationen aufweist. Übrigens ist es auch möglich, daß in der Zwangslage durch eine heliotropische Induktion eine Umstimmung des photonastischen Reaktionsvermögens herbeigeführt wird.

Falls die entwickelte Deutung zutrifft, so ist die besprochene Abweichung nicht zu erwarten, wenn das Blatt von Phaseolus vom Fenster abgewandt steht. Denn das Blatt wird sich nun infolge der heliotropischen Orientierung über die Horizontale erheben¹⁾, und demgemäß sind die hierdurch und durch die Schlaf-tätigkeit erzielten Bewegungsbestrebungen gleichsinnig gerichtet.

1) PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 362.

In der Tat entsprach diesen Voraussetzungen die Kurve, welche gewonnen wurde, als dasselbe Blatt, nachdem es die Kurve Fig. 16 geschrieben hatte, am 26. Juli in die vom Fenster abgewandte Position gebracht worden war. Jedoch kann man diesen Einzelversuch schon deshalb nicht als entscheidend ansehen, weil inzwischen die Bewegungstätigkeit des alternden Blattes ansehnlich abgenommen hatte.

In Einklang mit den obigen Erfahrungen und Annahmen steht auch das Resultat eines Versuchs mit einer anderen Pflanze von *Phaseolus vitellinus*, der im Nordhaus in der Weise angestellt wurde, daß das Blatt durch Spannung des Fadens (Fig. 15) mit 7 g abgelenkt gehalten wurde. Wenn man beachtet, daß in diesem Fall die einseitige Beleuchtung und damit die heliotropische Wirkung viel schwächer ausfielen, und daß das Blatt am Tage ungefähr eine horizontale Gleichgewichtslage annahm, so ist es verständlich, daß in diesem Versuch sich zwar teilweise ähnliche Tendenzen bemerkbar machten, wie sie Fig. 16 zeigt, daß aber an anderen Tagen der Gang der normalen Schlafbewegungen deutlich oder fast dominierend hervortrat. Auch entspricht es den Erwartungen, daß der Charakter der normalen Schlafbewegungen durchweg deutlich bemerkbar wurde, als der Spannfaden nur mit 3 g belastet war und damit die Ablenkung des Blattes verringert, die Bewegungsamplitude aber erhöht worden war. — Ein analoges Resultat wie bei Belastung des Spannfadens mit 7 g wurde auch bei einem (im Nordhaus angestellten) Versuch erhalten, als eine ähnliche, aufwärts gerichtete Ablenkung des Blattes durch einen Federwiderstand hergestellt worden war.

Läßt man das Blatt von *Phaseolus* in vertikal abwärts gerichteter Lage (im Nordhaus) gegen einen Federwiderstand wirken, so tritt im allgemeinen ein gleichsinniges Zusammengreifen der Schlafbestrebungen und der heliotropischen Wirkungen ein, da ja die letzteren am Tage auf eine Hebung, am Abend also auf eine entgegengesetzte Bewegung des Blattes hinarbeiten. In der Tat ergab ein derartiger Versuch mit dem Blatte von *Phaseolus* (Nordhaus), wie Fig. 17 zeigt, eine Kurve, die in den Hauptzügen mit dem Gang bei normaler Schlafbewegungstätigkeit übereinstimmt. In einem anderen Versuch mit *Phaseolus* wurden freilich erhebliche Abweichungen gefunden. Diese fielen noch ansehnlicher bei einem Versuch mit dem vertikal abwärts gehaltenen Blatt

von *Flemingia congesta* aus, während bei einem weiteren Versuch mit dieser Pflanze eine Kurve mit dem Charakter der normalen Schlafbewegungen erhalten wurde.

Eine Aufklärung der Faktoren, durch welche derartige Besonderheiten veranlaßt werden, habe ich nicht versucht. Auch weiß ich nicht, ob bei der Einkrümmung des Gelenkes etwa die Veränderung der geotropischen Induktion (S. 211) oder andere Verhältnisse eine Rolle spielen. Erwähnt sei auch nur, daß bei

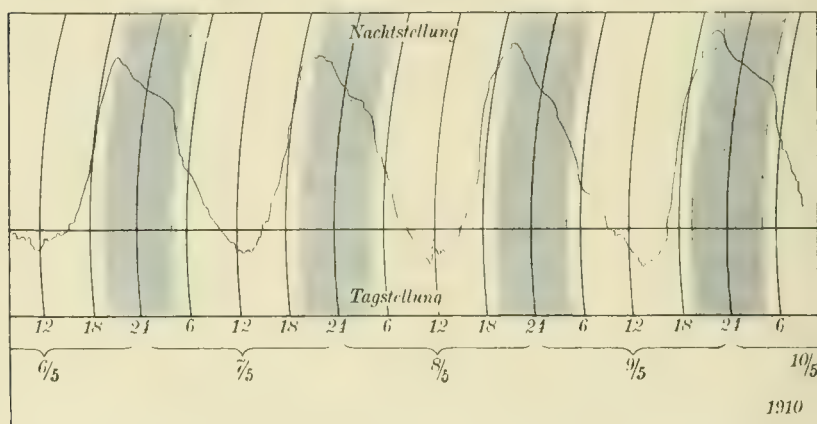


Fig. 17.

Phaseolus vitellinus. Nordhaus. Das Primärblatt wirkt in vertikaler Schlaflage gegen den Federwiderstand mit 0,35 mm dickem Draht. Distanz von Gelenkbasis bis Auflagepunkt 83 mm, vom oberen Ende des Gelenks bis Auflagepunkt 78 mm. Vergrößerung der Bewegung am Auflagepunkt ($2,5 \cdot 2 =$) 5fach. Kurvenausschlag bis 45 mm. Bewegung am Auflagepunkt $\frac{45}{5} = 9$ mm. Winkelbewegung des Blattes ca. 7 Grad. Dem entspricht ein statisches Moment von $78 \cdot 1 = 78$ g. Beim Losmachen des Blattes am Schluß des Versuchs schnellte der Federwiderstand so, daß die Schreibspitze 34 mm höher zu stehen kommt, als die (der Abendsenkung entsprechende) höchste Hebung der Kurve. Diesem Mehrausschlag von 34 mm entspricht ein statisches Moment von $78 \times 0,77 = 60$ g. Dem höchsten gegen den Federwiderstand ausgeübten Druck entspricht also ein statisches Moment von $78 + 60 = 138$ g.

dem Versuch 17 die abendliche Bewegungsbestrebung nicht ausreicht, um das frei gedachte Blatt in die vertikale Nachtstellung überzuführen. Denn das ergibt sich daraus, daß auch bei der stärksten Senkungsbestrebung des Blattes (= Hebung der Kurve) noch ein ansehnlicher Druck gegen den Drahtwiderstand ausgeübt wird, daß also das Blatt beim Losmachen eine ansehnliche Aufwärtsbewegung ausführen würde. Ferner ist auch die dem Kurvenausschlag entsprechende Energie verhältnismäßig gering, wie aus den entsprechenden Angaben in der Erklärung der Fig. 17, im

Vergleich zu den Angaben in den Erklärungen zu den Figuren 2 bis 8 zu ersehen ist.

Bemerkt sei noch, daß bei einem Versuch, in dem das gegen den Federwiderstand von *Phaseolus* wirkende Blatt 50 Grad unter Horizontal stand, eine Kurve gewonnen wurde, die den Hauptcharakter der Schlafbewegungen trug. Betont sei aber, daß die ja zu erwartenden Abweichungen bei Fixierungen der Blätter in extremer Lage, in keiner Weise dagegen sprechen, daß bei den in ungefähr horizontaler Lage gehaltenen Blättern die den normalen Schlafbewegungen entsprechende Bewegungsbestrebungen fortbestehen, obgleich die Ausführung der Bewegung unmöglich gemacht ist.

Kapitel V.

Einkrümmung und Gegenreaktion.

Die Erfahrung, daß die den Bewegungen zugrunde liegenden Vorgänge fort dauern, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegungen mechanisch unmöglich gemacht ist, schließt, wie schon hervorgehoben wurde, nicht aus, daß durch die Hemmung und die Zwangslage gewisse Veränderungen veranlaßt werden. So ist z. B. aus den mitgeteilten Untersuchungen nicht sicher zu ersehen, ob etwa durch die Einkrümmung des Gelenkes eine physiologische Gegenreaktion ausgelöst wird, die (abgesehen von den rein physikalischen Konsequenzen der Einkrümmung) auf den Ausgleich der Krümmung hinarbeitet. In bezug auf die gewaltsame Einkrümmung läßt sich das bis zu einem gewissen Grad entscheiden, indem man verfolgt, ob die durch ein angehängtes Gewicht bewirkte Ablenkung eine entgegengesetzt gerichtete Bewegungstätigkeit erweckt.

In dieser Richtung wurden bisher Versuche nur von SCHILLING¹⁾ und zwar mit dem Hauptblattstiel von *Mimosa pudica* angestellt. Bei diesem Objekt wurde beobachtet, daß der Blattstiel gewöhnlich schon in 10—15 Minuten in die Ausgangslage zurückkehrte, wenn durch das Anhängen eines Gewichtes eine Senkung, also auch eine entsprechende Einkrümmung des Bewegungsgelenkes herbeigeführt worden war. Nunmehr hatte das Entfernen des Gewichtes ein Emporschnellen des Blattstieles zur Folge, der aber sehr bald eine rückgehende Bewegung begann, die ihn in kurzer Zeit in die Gleichgewichtslage (Ausgangslage) zurückführte. Ein solches Verhalten wurde sowohl bei verhältnismäßig geringer Belastung, als auch dann erzielt, wenn durch das Anhängen des

1) A. SCHILLING, Der Einfluß von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von *Mimosa pudica* 1895 (Darmstädter Habilitationsschrift).

Gewichtes das durch die Blattlast bedingte statische Moment auf das vierfache gesteigert worden war. Wurde aber durch eine weitergehende Belastung der Rückgang in die Ausgangslage unmöglich gemacht, so trat die Leistung der Gegenreaktion dadurch hervor, daß der Blattstiel sich nach der Senkung wenigstens bis zu einem gewissen Grad erhob. Schon der schnelle Verlauf schließt aus, daß es sich bei diesen Ausgleichbewegungen um heliotropische und geotropische Orientierungsbewegungen handelt, die infolge der Ablenkung aus der Normallage erweckt wurden. Zudem beobachtete SCHILLING, daß die Ausgleichreaktionen ebenso verliefen, wenn durch Neigung der Pflanze dafür gesorgt wurde, daß der Blattstiel sogleich nach der Belastungssenkung wieder in die frühere (normale) Lage zum Lot kam.

Eine derartige auffallende Gegenreaktion vermochte aber SCHILLING (l. c. S. 4, 18) bei keiner der übrigen mit Variationsgelenken ausgestatteten Pflanzen zu finden, an denen allerdings nur beiläufige Beobachtungen angestellt wurden. Schon deshalb war eine erneute Prüfung des Belastungseinflusses geboten, die ich in der Weise ausführte, daß ich durch Selbstregistrierung eine kontinuierliche und präzisere Übersicht des ganzen Bewegungsverlaufes erhielt.

Bei diesen Untersuchungen ergab sich, daß eine so auffallende Gegenreaktion, wie sie SCHILLING beschreibt, bei den mit Variationsgelenken arbeitenden Blättern durchaus nicht allgemein eintritt. Denn bei der Belastung des Primärblattes von *Phaseolus* und des Endblattes von *Flemingia* bleibt man zweifelhaft, ob überhaupt eine nennenswerte Gegenreaktion zustande kommt. Wie die registrierten Kurven zeigen, senken sich die Blätter infolge einer geringen, sowie einer ansehnlicheren Belastung zuerst sehr schnell, dann allmählich langsamer bis zu einem entsprechenden Grad, um annähernd in dieser Position zu verharren, soweit nicht eine Lagenänderung durch anderweitige Bewegungstätigkeiten herbeigeführt wird. Das geschieht auch durch die Fortdauer der Schlafbewegungen, durch welche die Blätter von *Phaseolus* und *Flemingia* in die volle Nachtstellung gelangen, um sich im Verlauf des folgenden und des nächstfolgenden Tages nur bis zu ungefähr derjenigen Lage zu erheben, die ihnen infolge der Belastung aufgedrängt worden war. Wird dann das Gewicht entfernt, so kehren die Blätter, ebenso wie sogleich nach der Belastungssenkung,

in die normale Gleichgewichtslage (Ausgangslage) zurück, ohne daß dabei eine auffällige transitorische Bewegung über diese Gleichgewichtslage einzutreten pflegt. Bei dem Hauptblattstiel von *Mimosa pudica*, sowie von *Mimosa Speggazzinii* wurde aber eine Gegenreaktion beobachtet, die freilich nur ausnahmsweise so weitgehend ausfiel, wie es SCHILLING beobachtete, bei der vielmehr in der Regel eine erheblich geringere und zuweilen keine ausgesprochene Gegenbewegung eintrat.

Zu diesen Studien dienten wiederum die Blätter der schon (S. 180) genannten Pflanzen, die in der üblichen Weise (S. 166) bandagiert waren. Das Zuggewicht wurde in eine aus dünnem Faden angefertigte, kurze Schlinge gehängt, die bei *Phaseolus* und *Flemingia* an dem auf dem Blatt befindlichen *Moliniahalm* (S. 166), bei *Mimosa* direkt an den mit etwas Watte umwickelten Blattstiel befestigt war. Um einen aufwärts gerichteten Zug auszuüben, wurde ein mit Gewicht gespannter, über eine leicht bewegliche Rolle geführter Faden angewandt, der ungefähr senkrecht gegen das horizontal stehende Blatt gerichtet war (vgl. Fig. 15, S. 212). Besonders in diesem Falle empfiehlt es sich, den Abstand zwischen Gelenk und Schlinge derart zu wählen, daß ein verhältnismäßig ansehnliches Gewicht anzuhängen ist, damit der aus der Friktion der Rolle entspringende Fehler praktisch keine Bedeutung gewinnt. Als Zuggewicht wurden mit Drahthäkchen versehene Kugeln von Klebwachs oder Stücke von Bleirohr verwandt. Bei genügender Vorsicht gelingt es bei dem Anhängen und der Abnahme des Gewichtes Stöße und Zerrungen so weit zu vermeiden, daß bei *Mimosa* zumeist keine Stoßreizung ausgelöst wird. Handelt es sich um einen aufwärts gerichteten Zug, so pflege ich den über die Rolle geführten Faden zunächst durch ein 0,1 g schweres Drahthäkchen zu spannen und dann an dieses das Gewicht anzuhängen. Außerdem wurde die Verbindung des Blattes mit dem Schreibhebel, die Aufstellung des Ganzen, sowie die Registrierung der Bewegungen in derselben Weise ausgeführt wie bei den freibeweglichen Organen.¹⁾

In den Figuren ist der Zeitpunkt der Belastung und Entlastung aus den neben den Kurven eingeschriebenen, sowie aus den unter der Abszissenlinie stehenden, umrahmten Zahlenwerten

1) PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 275.

zu ersehen. Durch den neben den letztgenannten Zahlenwerten stehenden Pfeil wird angezeigt, ob der Zug abwärts oder aufwärts gerichtet war. Dieses ergibt sich übrigens auch aus dem durch die Belastung erzielten Kurvenausschlag, wenn man beachtet, daß durch den abwärts gerichteten Zug eine Hebungsbewegung, durch den aufwärts gerichteten Zug eine Senkung der Schreibspitze hervorgerufen wird.¹⁾

In dem unterhalb der Abszissenlinie abgegrenzten Areal ist ferner z. B. durch $1,5 \text{ g} \times 50 \text{ mm} = 75 \text{ g}$ gekennzeichnet, daß 1,5 g mit bezug auf das obere Ende des Gelenks, in einem Abstand von 50 mm angebracht waren und daß die hierdurch erzielte Zugwirkung bei horizontaler Lage des Blattes einem statischen Moment von 75 g entsprach. Das bei dieser Lage aus dem Gewicht des Blattes selbst entspringende statische Moment ist in der Figurenerklärung angegeben. Außer auf anderem Wege²⁾ läßt sich das statische Moment des Blattes in einfacher und für unsere Zwecke zureichender Genauigkeit bestimmen, indem man z. B. ein 40 mm langes Stück aus dünnem Draht derart in der Mitte an einem dünnen Faden aufhängt, daß es sich horizontal einstellt. An dem einen der 20 mm langen Arme befestigt man dann das Blatt mittels zweier dünnfädigen Schlingen so, daß dessen Basis mit dem Anheftpunkt des Aufhängefadens zusammenfällt. An das Ende des anderen Hebelarmes hat man zuvor einen dünnen Faden befestigt, an den erweichtes Klebwachs angebracht wird, bis der Drahthebel horizontal steht. Das Produkt aus dem Gewicht dieses Waxes und der Länge des 20 mm langen Hebelarms ergibt unmittelbar das statische Moment des Blattes.

Durch die der Abszissenachse parallele, ausgezogene Linie innerhalb der Kurvenfläche wird die Lage des Krümmungsmittelpunkts der Bogenordinaten, also auch diejenige Linie markiert, die der in horizontaler Lage fixierte Schreibzeiger aufzeichnen würde (PFEFFER, l. c. 1907, S. 277). Außerdem wird durch die mit „0° hz“ bezeichnete unterbrochene Linie die horizontale, durch die mit „40°“ bezeichnete unterbrochene Linie die um 40° gesenkte

1) Vgl. PFEFFER, l. c. 1907, S. 280.

2) Über anderweitige Ermittlungen des statischen Momentes vgl. PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 108; MEISCHKE, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, S. 345; SCHILLING, l. c., S. 5.

Lage des Blattes gekennzeichnet.¹⁾ Aus dem Abstand dieser beiden Linien

1) Zur Ermittlung dieser und anderer Positionen wurden während der Versuche zu passenden Zeiten die Lage des Blattes gegen das Lot bestimmt und gleichzeitig die entsprechende Lage der Zeigerspitze markiert. Zu diesem Zweck diente ein Richtmaß, das aus einer halbkreisförmigen Zinkscheibe von 90 mm Radius bestand, die eine Kreisteilung trug und in deren Krümmungsmittelpunkt ein mit einer Wachskugel gespannter, dünner Faden angebracht war. Stellt man die geradlinige Kante (die Halbierungslinie) parallel zum Blatt, so gibt die Lage des Pendelchens direkt die Abweichung des Blattes aus der Horizontalen an, wenn bei horizontaler Lage dieser Kante das Pendelchen auf 0° steht. Für die Herstellung derartiger Apparate und für mancherlei Zwecke benutze ich aufklebbare Teilungen auf Papier, die ich mir in größerer Menge mit einem Radius von 150 mm so herstellen ließ, daß die Gradteilungen von der Peripherie bis zum Mittelpunkt durchlaufen.

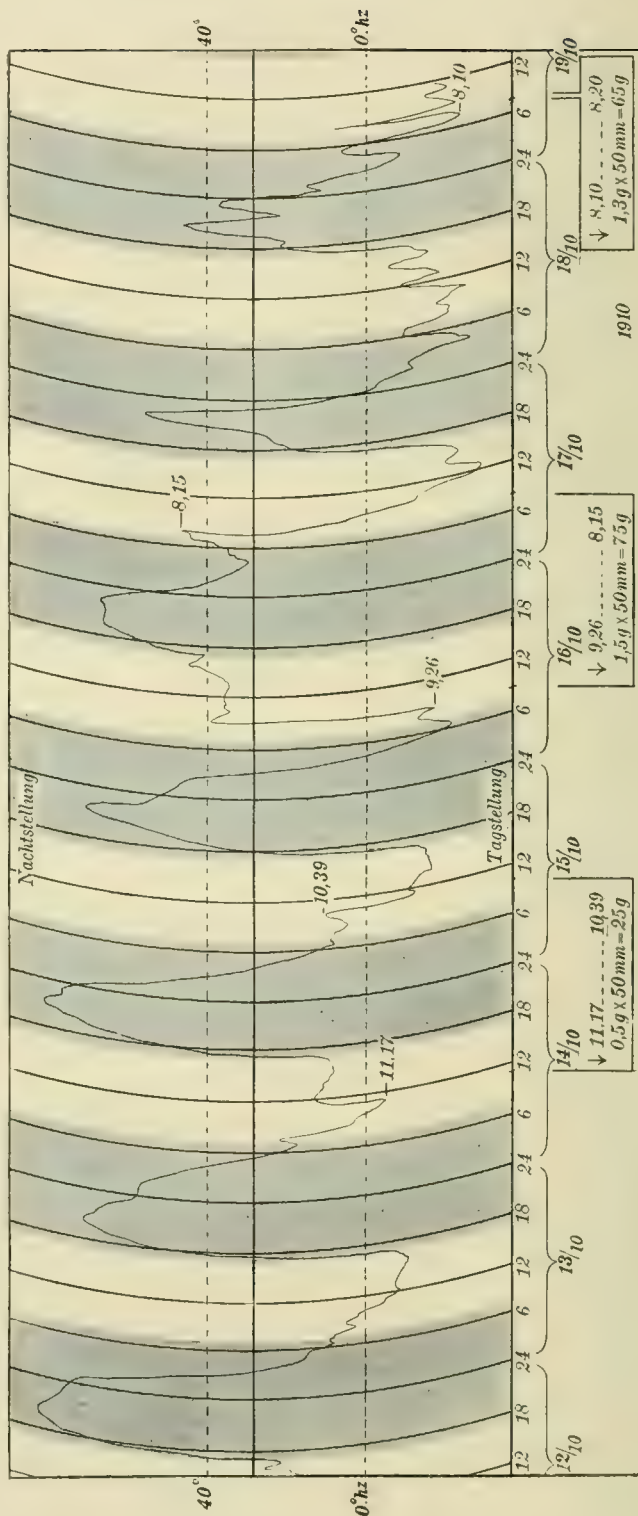


Fig. 18 A.

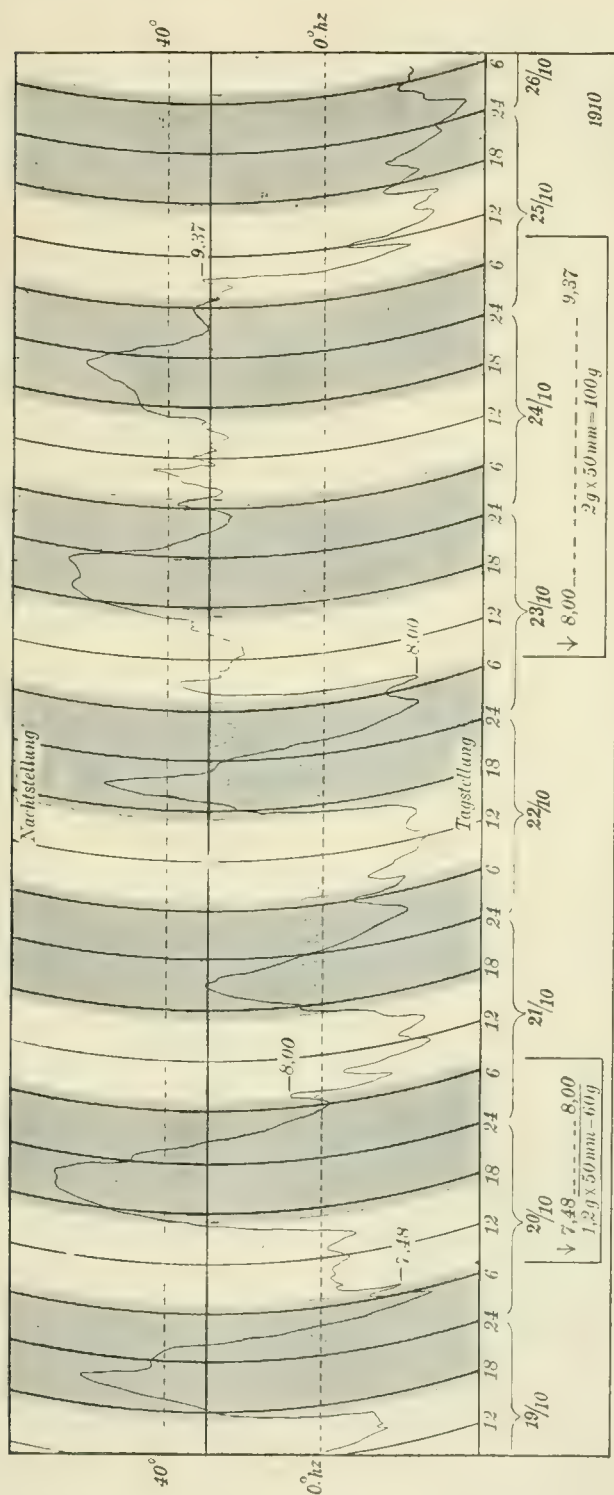


Fig. 18 B.

Phaseolus vitellinus. Nordhaus. Statisches Moment des benutzten Primärblattes 41 g. Entfernung vom oberen Gelenkende bis zum Schreibhebel 90 : 180 mm. Am 19. Oktober 8 U. 10' Morgens wurde das Blatt durch ein angelingtes Gewicht bis in die durch die Kurve gekennzeichnete Lage herabgezogen und dann sogleich wieder entlastet. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

läßt sich die durch eine Belastung bewirkte Winkelbewegung zwar nur annähernd, aber doch mit einer für unsere Zwecke ausreichenden Genauigkeit abschätzen. Tatsächlich nimmt freilich mit zunehmender Ablenkung aus der Horizontallage der Ausschlag der Schreibspitze für die gleiche Winkelbewegung mehr und mehr ab (PFEFFER, l. c., 1907, S. 278). Doch ist dieser Unterschied bei Ablenkungen bis 40° , die bei unseren Belastungsversuchen zumeist nicht überschritten werden, noch nicht sehr ansehnlich. Übrigens wird bei den Blättern von *Phaseolus* und *Flemingia* durch die geeignete Anbringung einer Glaskapillare, der sich bei fortschreitender Blattsenkung der zum Schreibhebel führende Faden anlegt, erzielt, daß selbst dann, wenn sich die Blätter bis zur Vertikallage senken, die fragliche Differenz wesentlich geringer ausfällt, als es ohne diese Einrichtung der Fall sein würde (PFEFFER, l. c. 1907, S. 278).

Bei der Beurteilung des wirksamen statischen Momentes ist natürlich zu beachten, daß dieses bei der Ablenkung des Blattes aus der Horizontallage mit dem wirksamen Hebelarm, also entsprechend dem Kosinus des Ablenkungswinkels abnimmt. Das für die Horizontallage des Blattes angegebene statische Moment wird also bei einer Senkung oder Hebung des Blattes um 20° von 100 auf 94, bei einer Ablenkung um 40° von 100 auf 76,6, bei einer Ablenkung um 60° von 100 auf 50 erniedrigt.

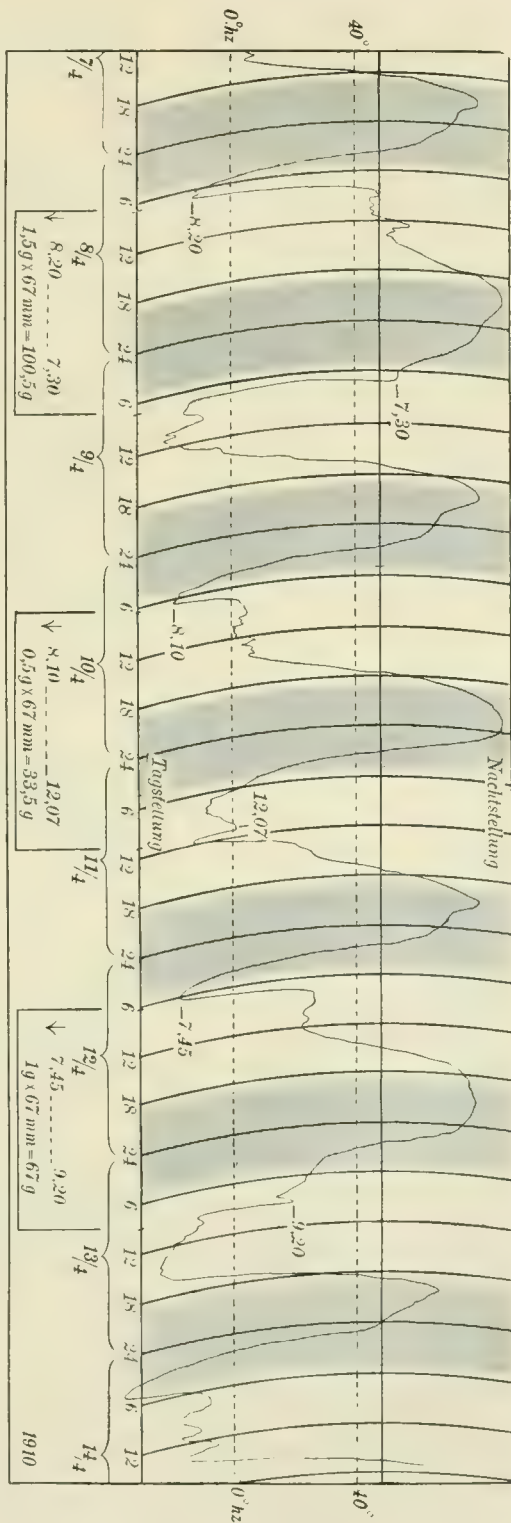
Mit den Blattstielen von *Mimosa* wurde übrigens auch eine ansehnliche Zahl von Versuchen ähnlich wie bei SCHILLING, also in der Weise ausgeführt, daß die Winkelbewegung des Hauptblattstiels direkt abgelesen wurde. Bei den Versuchen mit *Mimosa pudica* wurde zu diesem Zwecke ein Gradbogen dicht hinter dem Blattstiel angebracht, während bei *Mimosa Speggazzinii* vermittels einer an dem Blattstiel befestigten Glaskapillare die Bewegungen an einem Gradbogen von 80 mm Radius abgelesen werden konnten, dessen Mittelpunkt, analog wie bei den Versuchen mit *Mimosa pudica*, möglichst genau auf die Mitte des Blattgelenkes eingestellt war.

Wir wollen uns nun zu den Kurven wenden, die ja für sich selbst sprechen und zunächst die auf *Phaseolus vitellinus* bezüglichen Figuren 18—22 in das Auge fassen. Allgemein bewirken Belasten und Entlasten eine schnell verlaufende Krümmungsbewegung, die sich in derselben Weise einstellt, wenn das Entlasten sogleich oder erst nach einigen Tagen vorgenommen wird.

In diesem Falle sehen wir bei Fig. 18 B, wo die ansehnliche Last nach 2 Tagen (am 25./10.), sowie bei Fig. 20 B, wo sie erst nach vier Tagen (am 1./5.) entfernt wurde, daß die schlaf tätigen Blätter die tiefste Nachtstellung zur üblichen Zeit erreichen, sich aber am Tage nicht, oder doch nicht wesentlich über die Lage erheben, in die sie einige Zeit nach dem Anhängen des Gewichts gelangten. Eigentlich ist nur in der Fig. 20 B (am 30./4.) eine geringe Zunahme der Tageserhebung zu bemerken, bei der es aber fraglich erscheint, ob sie einer auf Hebung des Blattes abzielenden Gegenreaktion entsprungen ist. Zugleich bemerkt man, besonders in Fig. 18 B, daß von dem belasteten Blatt die autonomen Oszillationen in ähnlicher Weise ausgeführt werden, wie von dem unbelasteten Blatt.

Phaseolus vitellinus. Nordhaus. Statisches Moment des Blattes 45 g. Distanz vom oberen Ende des Gelenks bis zum Schreibhebel 90 : 180 mm. — Reduziert auf $\frac{1}{3}$ der natürlichen Größe.

Fig. 19.



Während nun die Fig. 20 B weder nach dem Belasten, noch nach dem Entlasten eine gegenläufige Bewegung zeigt, tritt uns eine solche in beiden Fällen in der Fig. 18 B (am 23./10. und 25./10.) entgegen. Da diese rückläufigen Bewegungen aber eine ähnliche Amplitude und ein ähnliches Tempo einhalten wie die autonomen Oszillationen¹⁾, so ist es auch möglich, daß jene durch das entsprechende Zusammengreifen mit dem Verlauf der autonomen Oszillationen zustande kommen. Deshalb läßt sich bei geringer Amplitude der rückläufigen Bewegung schwer oder auch gar nicht entscheiden, ob eine physiologische Gegenreaktion im Spiel ist, die zudem unterdrückt oder überboten werden kann, wenn gleichzeitig eine entgegengesetzt gerichtete autonome Oszillation angestrebt wird.

Auf Grund der vorliegenden Tatsachen läßt sich also mit Sicherheit nur sagen, daß in dem Primärblatt von *Phaseolus* durch

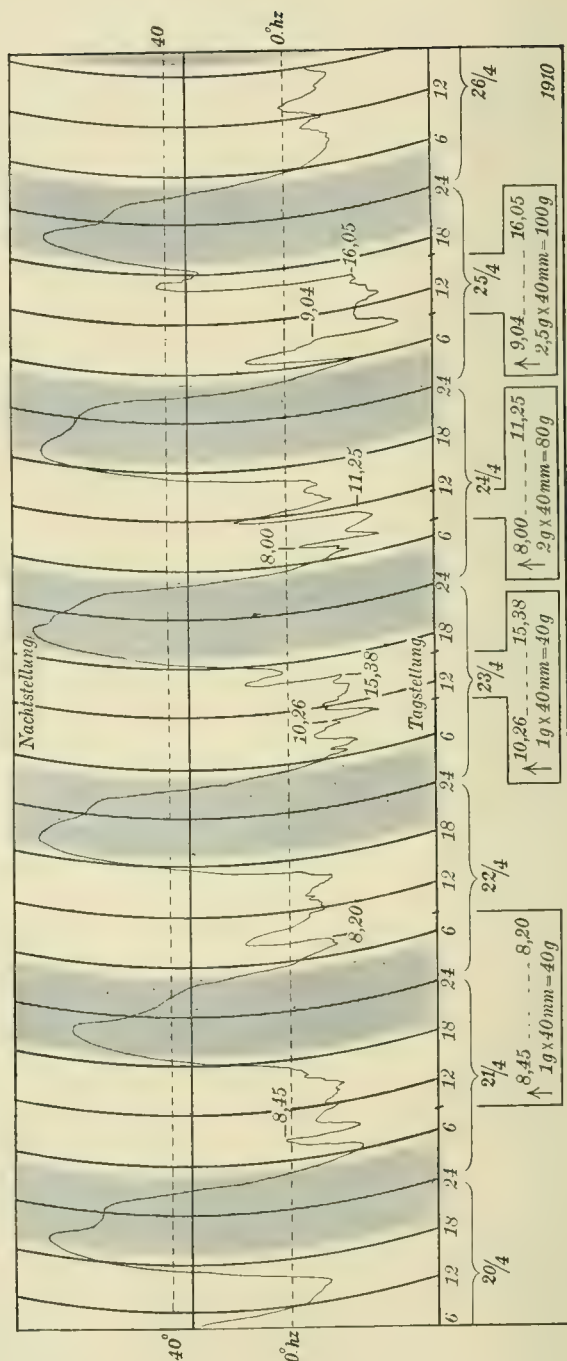


Fig. 20 A.

1) Vgl. S. 206, sowie PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 455.

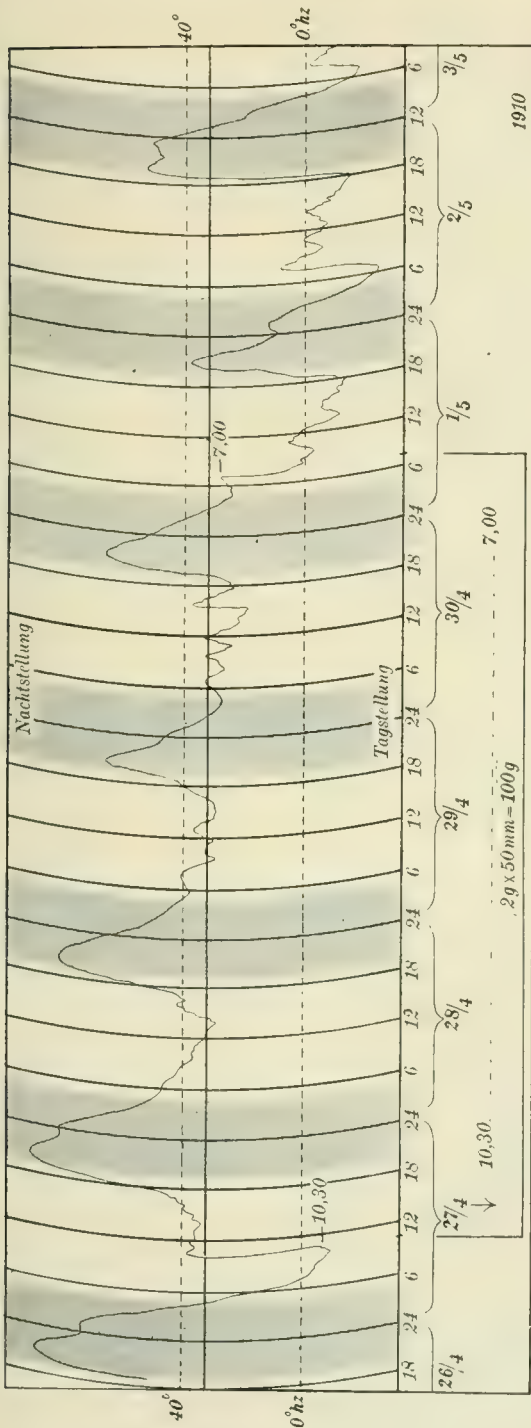


Fig. 20 B.

Phaseolus vitellinus. Nordhaus. Statistisches Moment des Blattes 54 g. Entfernung vom oberen Gelenkende bis zum Schreibhebel faden 18 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. $\frac{2}{5}$ der natürlichen Größe.

die Einkrümmung, wie sie durch das Anhängen einer Last bewirkt wird, eine erhebliche und auffällige physiologische Gegenbewegung (Gegenreaktion) nicht erweckt wird, während es unentchieden bleiben muß, ob diese Gegenreaktion ganz fehlt oder in einem geringen Grad auftritt. Eine bestimmtere Entscheidung gestatten auch die übrigen (hier mitgeteilten und nicht mitgeteilten) Versuchsergebnisse nicht, die sowohl bei geringer, als auch bei ansehnlicher Belastung und Einkrümmung des Gelenkes analoge Resultate ergaben. So ist z. B. in Fig. 19 bei dem Versuch vom 8./4.—9./4., sowie in dem vom 12./4.—13./4. keine oder doch keine nennenswerte rückläufige Bewegung sowohl beim

Belasten, als auch beim Entlasten zu bemerken, während eine solche bei dem Versuch vom 10./4.—11./4. zwar beim Entlasten, aber nicht beim Belasten hervortritt. Ähnliche Differenzen fanden

sich, wie aus den übrigen Kurven zu ersehen ist, auch bei anderen Einzelversuchen.

Nach der Ablenkung des Blattes von *Phaseolus* durch einen aufwärts gerichteten Zug, lassen in der Kurve Fig. 20A alle Einzelversuche sowohl beim Belasten, als auch beim Entlasten eine rückläufige Bewegung erkennen, durch die das ausgebogene Blatt zum Teil sogar in ca. $1\frac{1}{2}$ —4 Stunden annähernd in die Ausgangslage zurück geführt wird. Wenn diese rückläufige Bewegung relativ gering ausfiel, als die Last am 23./4. um 3³⁸ Nachm., sowie am 25./4. um 4⁰⁵ Nachm. entfernt wurde, so hängt dieses vielleicht damit zusammen, daß in dieser Tageszeit die auf die abendliche Senkungsbewegung des Blattes hinarbeitenden Prozesse bereits so weit vorgeschritten waren, daß ihre Wirkung in den Bewegungsbestrebungen zur Geltung kam. Zugunsten einer solchen Auffassung kann angeführt werden, daß, besonders bei dem Entlasten um 4⁰⁵ Nachm., eine verhältnismäßig starke Senkungsbewegung eintrat.

Ob sich bei der Einkrümmung des Gelenks durch einen aufwärts gerichteten Zug eine rückläufige Bewegung allgemein und im höheren Grade einstellt, läßt sich bei der beschränkten Zahl der vorliegenden Experimente nicht sagen. Jedoch ist in der in Fig. 21 gebotenen Kurve am 17./10., sowie am 22./10. bei der Belastung nur eine geringe, bei der Entlastung aber eine deutlichere rückläufige Bewegung zu erkennen. Ob diese wirklich bei der aufwärts gerichteten Ausbiegung allgemein und zu allen Tageszeiten ansehnlicher ausfällt, und falls das zutrifft, durch welche Faktoren die Differenz gegenüber der Abwärtsbeugung bestimmt wird, das kann nur durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Wenn durch die Belastung die Erhebung des Blattes bis zur vollen Tagstellung, aber nicht die Erreichung der Nachtstellung beeinträchtigt werden, so ist das begreiflich, weil ja die Belastung, wenigstens bis zur Annahme der Vertikalstellung im Sinne der Senkungsbewegung wirkt. Dagegen wird ein aufwärts gerichteter Zug bei genügender Intensität verhindern können, daß das Blatt die Nachtstellung vollständig erreicht, wie das auch die S. 212 besprochenen Versuche zeigen. Eine kleine Beeinflussung macht sich vielleicht auch schon in den Kurven Fig. 21 und 20A bemerklich, die in Versuchen gewonnen wurden, bei denen eine nur mäßige Belastung wirkte.

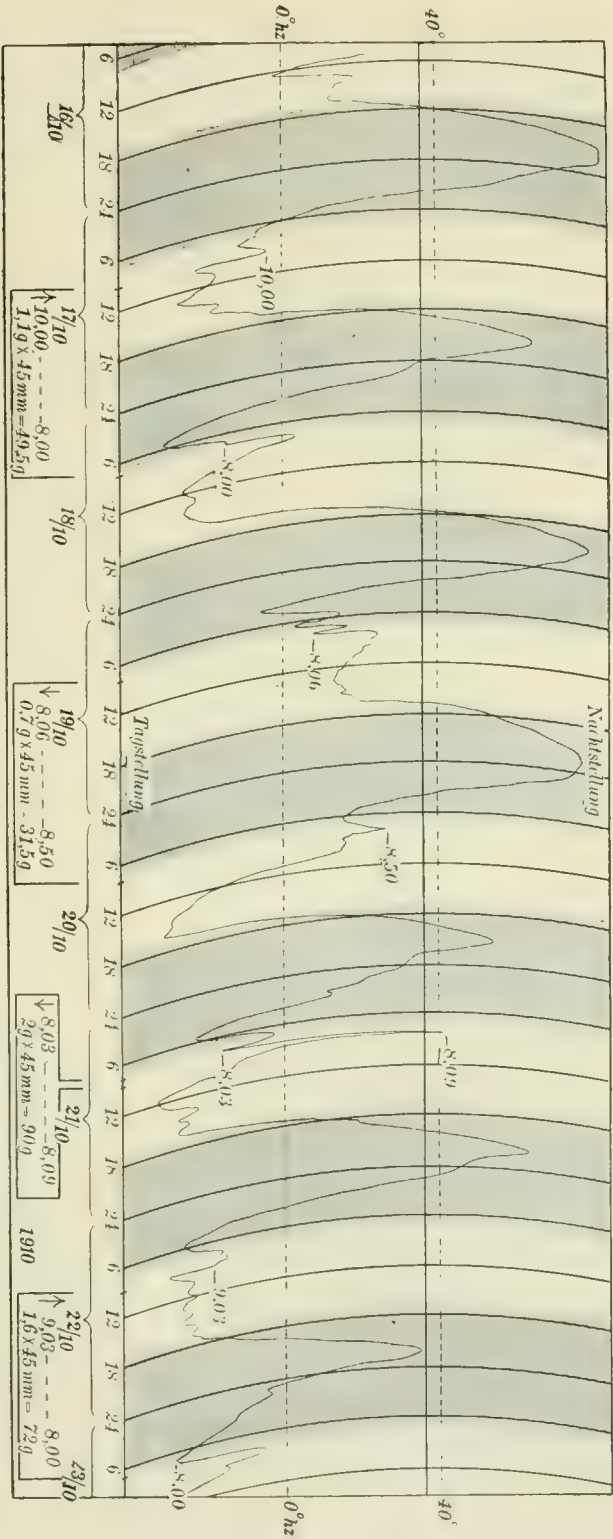


Fig. 21.

Phaseolus vitellinus. Nordhaus. Statisches Moment des Blattes 46 g. Entfernung vom oberen Gelenkende bis zum Schreibhebel 21 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. — $\frac{2}{8}$ der natürlichen Größe.

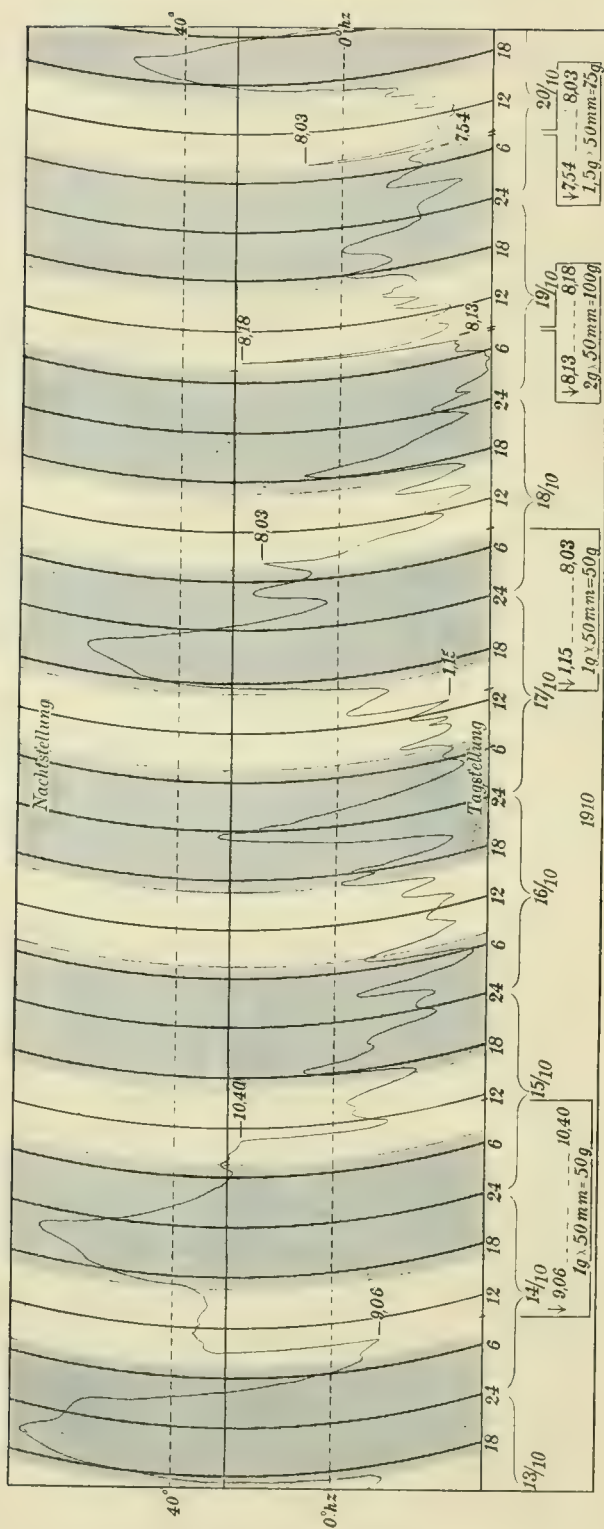


Fig. 22.

Phaseolus vitellinus. Nordhaus. Statisches Moment des Blattes 37 g. Entfernung vom oberen Ende des Gelenks bis zum Schreibhebel 22 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Am 19./10., sowie am 20./10. wurde das Blatt durch Anhängen eines Gewichts während 5, resp. 9 Minuten herabgezogen und dann wieder entlastet. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

Solange diese und andere Beeinflussungen nicht erheblich sind, treten sie schon deshalb häufig nicht klar hervor, weil auch die von dem unbelasteten Blatt geschriebene Kurve in den aufeinander folgenden Tagen gewisse Abweichungen zeigen kann. Zudem können, in analoger Weise wie bei der mechanischen Hemmung der Bewegung, die Belastung und die hiermit verknüpfte Ablenkung und Inanspruchnahme den Zustand des Blattes derart modifizieren, daß nach dem Entfernen der Last die Schlafbewegungen zunächst ausbleiben oder unvollständig ausfallen und dann allmählich wiederkehren (vgl. S. 201). Ein derartiger Erfolg tritt in der Fig. 20 *B*, sowie in Fig. 18 *A* und *B* deutlich hervor, ist aber in geringem Grade auch in einigen der anderen Kurven bemerklich. Die Ursache, welche derartige Störungen bei dem belasteten Blatte trotz der immerhin noch erheblichen Bewegungstätigkeit herbeiführen, lassen sich zurzeit nicht angeben (vgl. S. 204).

Ein ganz analoges Resultat wie *Phaseolus* ergab auch eine kleinere Zahl von Versuchen mit dem Endblatt des gedrehten Blattes von *Flemingia* (*Moghania*) *congesta* Roxb., von denen zwei Kurven in den Fig. 23 und 24 wiedergegeben sind. Wie man daraus ersieht, ist sowohl nach dem Anhängen als auch nach dem Entfernen der Last keine oder nur eine geringe Gegenbewegung eingetreten. Eine solche ist auch nur zum Teil bei den Versuchen (Fig. 24) zu finden, bei denen die Ablenkung durch einen aufwärts gerichteten Zug bewirkt wurde. Die Kurven der Fig. 23 und 24 lassen zugleich erkennen, daß der Gang der Schlafbewegungen ein ähnlicher ist wie bei dem Primärblatt von *Phaseolus*, und daß die Amplitude der autonomen Oszillationen¹⁾ nicht ansehnlicher ausfällt, als bei der „Tausend für eine“ genannten Kulturform von *Phaseolus vulgaris*.

Bemerkt sei noch, daß bei diesen Experimenten, sowie bei den Versuchen, in denen das Blatt gegen einen Widerstand arbeitete (S. 195), kräftige Stecklingspflanzen von *Flemingia* verwandt wurden, bei denen das fragliche Endblatt bis zu 90 mm lang war, während es bei den zunächst gebildeten Blättern der Sämlingspflanzen gewöhnlich nicht einmal die Länge von 50 mm

1) HOSSEUS, Über die Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen, Leipziger Dissertation 1903, S. 31, 45, beobachtete an der von ihm benutzten *Flemingia congesta* ansehnlichere autonome Oszillationen.

erreichte. Auch sei beiläufig erwähnt, daß die Schlafbewegungen dieser Blätter auch bei der am Klinostaten gedrehten Pflanze fort dauern.¹⁾

Von den beiden benutzten Arten von *Mimosa* hat *M. Speggazzinii* (= *M. Sp.*) den Vorteil, daß der primäre Blattstiel nicht, wie es bei *Mimosa pudica* (= *M. p.*) der Fall ist, erhebliche autonome Oszillationen ausführt. Ferner bringt es der Verlauf der

Schlafbewegungen bei *M. p.* mit sich, daß das Blatt oft bis zum Mittag, also während der Versuche in den Morgenstunden, im Senken begriffen ist. Auch pflegen die Schlafbewegungen der zudem weniger empfindlichen *M. Sp.* im allgemeinen gleichmäßiger und regelmäßiger auszufallen, als bei dem Blattstiel von *M. p.*²⁾ Beim Be-

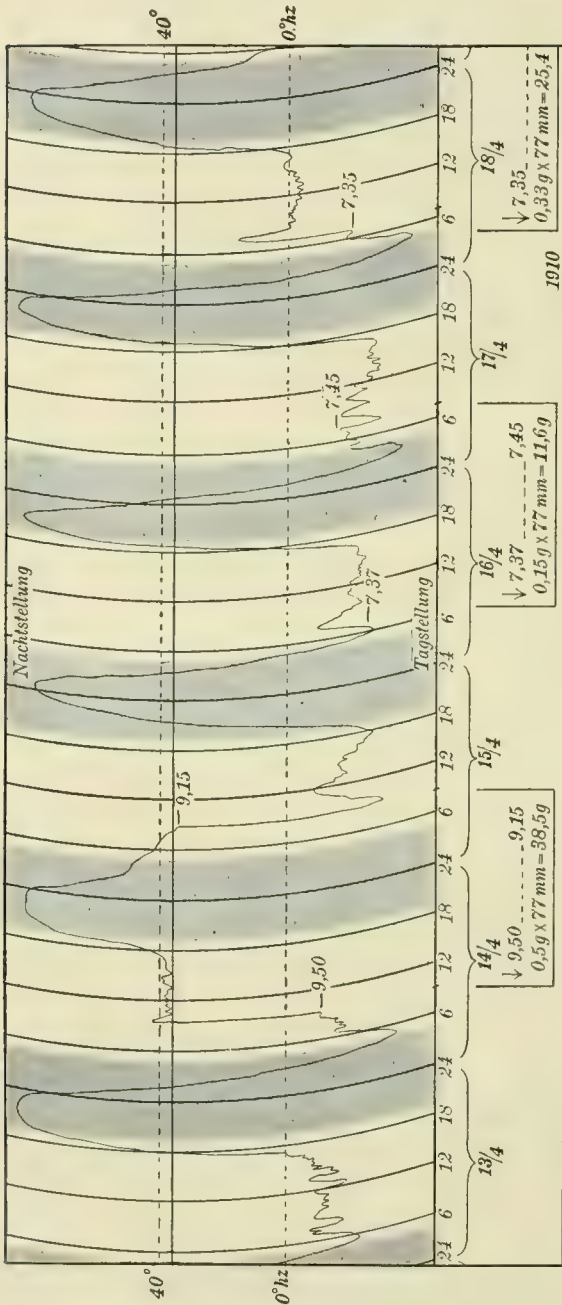


Fig. 23.

Flemingia congesta. Nordhaus. Statisches Moment des Endblattes 10 g. Abstand vom oberen Ende des Gelenks bis zum Schreibhebel 20 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

1) Vgl. dazu PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, S. 509.

2) Vgl. Fig. 9—10; 15—31. Ferner PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 379, 380.

lasten und Entlasten verhalten sich aber die Blätter der beiden Arten in der Hauptsache gleich, sie zeigen also das schon S. 219 angedeutete Verhalten. In manchen Fällen tritt demgemäß eine Gegenbewegung auf, durch welche der Blattstiel bis in die frühere Lage oder sogar über diese hinaus geführt wird. Zumeist geht aber diese Gegenbewegung nicht so weit und von da ab gibt es alle Abstufungen bis zu ganz schwachen und unsicheren Gegenreaktionen. Ferner wird bei den Gegenbewegungen zum Teil ein sehr schneller, zum Teil ein verhältnismäßig langsamer Verlauf gefunden.

Wenn man bei der Durchmusterung der Kurven Fig. 25—31 naturgemäß von den Fällen absieht, in denen durch die Auslösung einer Stoßreizung (die in dem Kurvenverlauf immer deutlich hervortritt) eine Störung bewirkt wurde, so ergibt sich zunächst für



Fig. 24.

Flemingia congesta. Statisches Moment des Blattes 14 g. Entfernung vom oberen Gelenke bis zum Schreibebelfaden 19 mm. Schreibhebel 90:180 mm. — $\frac{2}{5}$ der natürlichen Größe.

völlige Rückkehr in die Ausgangslage, während in Fig. 29 am 27./6. und 29./6., sowie in Fig. 30 am 26./7. nur eine mäßige oder sogar eine unsichere Gegenbewegung zu bemerken ist. Jedenfalls wurde in unseren Versuchen mit M. p. eher eine etwas geringere Gegenbewegung gefunden als bei M. Sp., während nach dem Entlasten bei den beiden Arten im Durchschnitt eine ungefähr gleiche Gegenreaktion eintrat. Nach der Abnahme des Gewichts beobachtet man bei beiden Arten wohl auch, daß der Blattstiel durch die Gegenbewegung schnell in eine ziemlich steil aufgerichtete Stellung geführt wird und dann schnell aus dieser in die Normallage zurückkehrt.¹⁾ Dabei pflegt

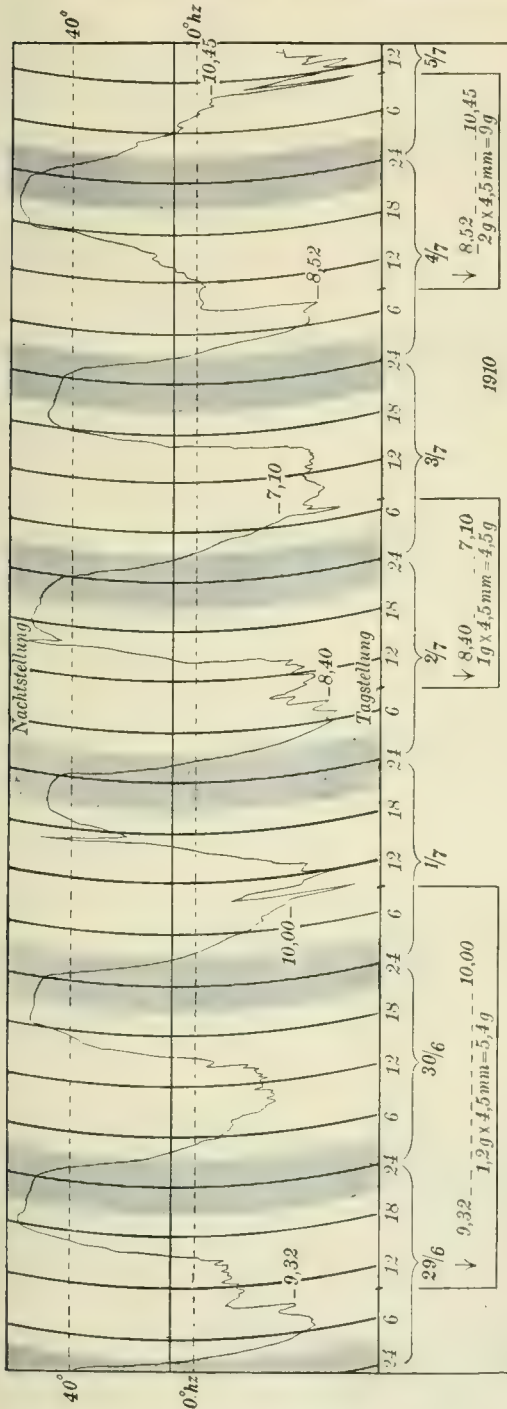


Fig. 25 B.

Mimosa Spegazzinii. Nordhaus. Statisches Moment des Blattes 9 g. Entfernung vom oberen Ende des Gelenks bis zum Schreibhebel 11 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Aus dem Verlauf der Kurven ist immer leicht zu ersehen, wann eine Stoßreizung eingetreten ist, wie das z. B. Fig. 25 A am 26./6. 8 Morgens bei Abnahme des Gewichts der Fall war. — ²/₃ der natürlichen Größe.

1) Vgl. z. B. M. Sp. Fig. 25 B am 1./7. und 5./7.; M. p. Fig. 27 am

25./7. Zu beachten ist, daß mit weitgehender Ablenkung aus der Horizontallage mehr und mehr eine starke Abnahme desjenigen Ausschlags eintritt, der in der Kurve für die gleiche Winkelbewegung des Blattstiels aufgezeichnet wird

den mitgeteilten Kurven nur ein Zusammenfallen von Entlastung und Stoßreizung vorkommt, hat seinen Grund darin, daß das Gewicht sogleich entfernt, der Versuch also nicht fortgesetzt wurde, wenn bei dem Anhängen der Last eine Stoßreizung eintrat. Übrigens fällt die Gegenbewegung in der üblichen Weise aus, wenn die Belastung sehr bald nach dem Ausgleich der Stoßreizung vorgenommen wird (vgl. z. B. Fig. 27 am 26./7.; Fig. 28 am 19./7. und 21./7.). Bei diesen und anderen Gelegenheiten kann in den Kurven auch der normale Verlauf einer Stoßreizung verfolgt werden.¹⁾ Bemerkt sei noch, daß die Stoßreizbarkeit ebensowenig durch die Belastung des Blattstiels als auch durch die Hemmung der angestrebten Bewegungstätigkeit sistiert wird.

Wir haben uns an die unmittelbar an den Belastungswechsel anschließenden Bewegungsvorgänge gehalten, da allein diese von SCHILLING (l. c.) verfolgt wurden, der zu dem bereits (S. 218) mitgeteilten Resultate kam, daß bei M. p. der Blattstiel sowohl beim Anhängen als auch beim Entfernen eines Gewichts nach der zunächst erfolgten Ausbiegung eine Gegenbewegung ausführt, durch die er annähernd in die Ausgangslage zurückgelangt. Traten nun auch so weitgehende Gegenbewegungen bei unseren Versuchen nur vereinzelt auf, so muß deshalb doch die Möglichkeit zugegeben werden, daß es Individuen oder Rassen gibt, die stets oder unter bestimmten Bedingungen in der von SCHILLING angegebenen Weise reagieren. Eine Aufklärung dieser und anderer Fragen läßt sich leider auf Grund der vorliegenden Erfahrungen nicht geben.

Allerdings kann es vorkommen, daß ein bestimmtes Blatt durchschnittlich keine ansehnliche Gegenreaktion zeigt (vgl. z. B. Fig. 25 mit Fig. 26), jedoch wurden oft sogar bei dem am besten reagierenden Blatt in den aufeinander folgenden Experimenten sowohl starke als schwache Gegenreaktionen gefunden. Dieses Verhalten kann aber nicht schlechthin von dem Verlauf und der Kombination der Außenbedingungen abhängen, da Versuche, in denen gleichzeitig die Bewegungen von drei Blättern verschiedener, nebeneinander stehender Individuen registriert wurden, ergaben,

¹⁾ Vgl. hierüber auch PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 444; BRUNN, Cohns Beiträge zur Biologie 1909, Bd. 9, S. 311.

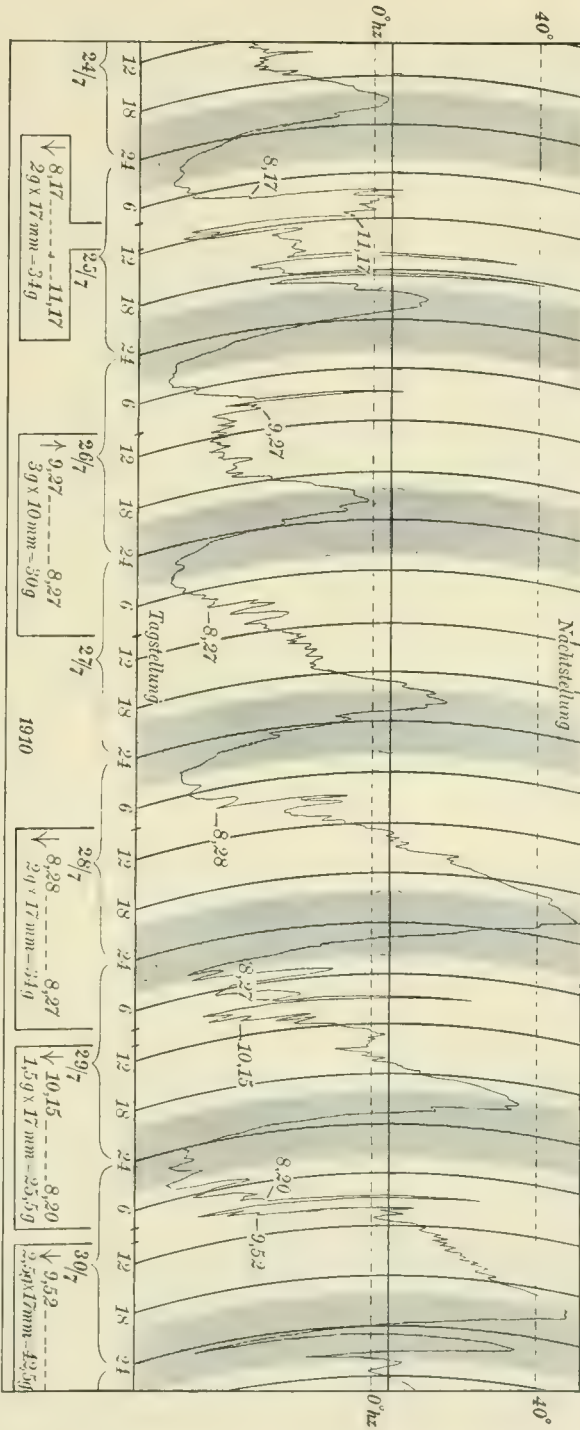


Fig. 27.

Mimosa pudica. Nordhaus. Statisches Moment des Blattes mit zwei Fiederstrahlen 24 g. Entfernung vom oberen Ende des Gelenks bis Schreibebeladen 24 mm. Schreibebel 90 : 180 mm. Stoßreize wurden, was aus den entsprechenden Kurven leicht zu entnehmen ist, am 26./7., 29./7. und 30./7. ausgelöst. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

daß der Wechsel in der Ausgiebigkeit der Gegenreaktion ganz ungleichartig verlief, daß also nicht selten zu derselben Zeit das

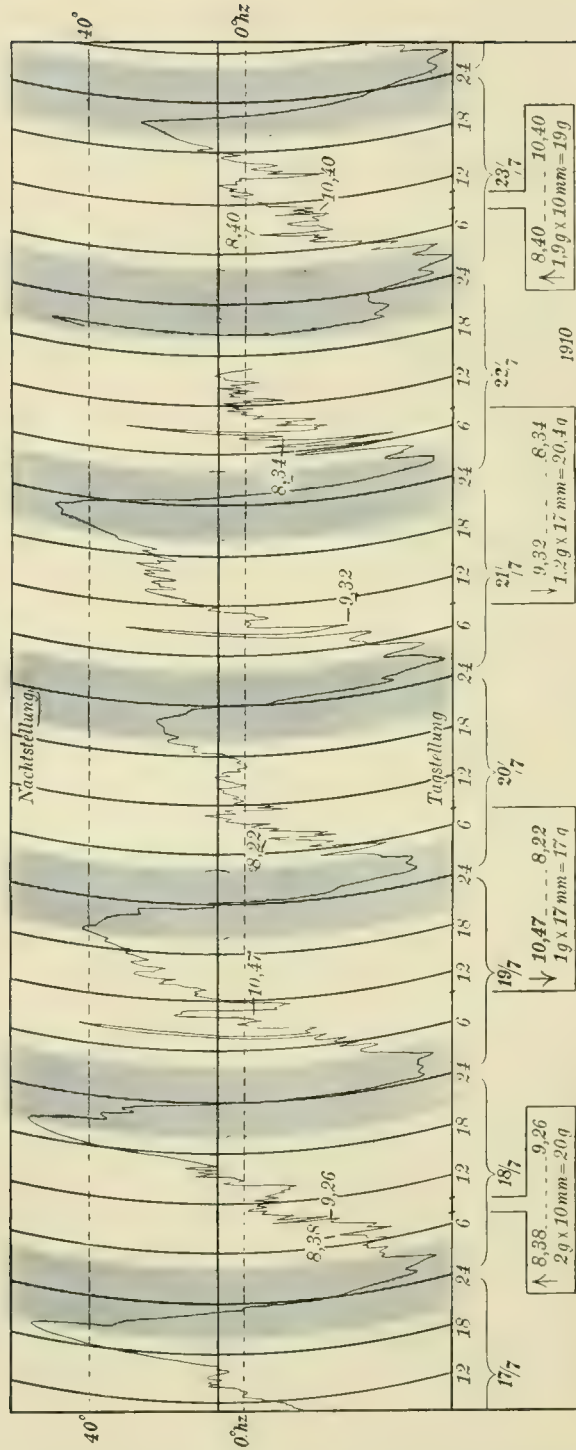


Fig. 28.

Mimosa pudica. Nordhaus. Statisches Moment des Blattes mit einem Fiederstrahl 13,6 g. Abstand vom oberen Gelenkende bis zum Schreibhebel 90: 180 mm. Schreibhebel 90: 180 mm. Die Unterbrechung der Kurve am 22,7. um ca. 4 Nachm. ist durch das Abheben des Schreibzeigers von der Schreibfläche verursacht. — $\frac{2}{3}$ der natürlichen Größe.

eine Blatt eine sehr ansehnliche, das andere gerade eine geringe Gegenbewegung ausführte. Auch wurde der unbestimmte und

Eher könnte man dem Umstand Bedeutung beimessen, daß SCHILLING die Versuchspflanzen unter einer Glasglocke hielt, die beim Anhängen oder Entfernen des Gewichts jedesmal abgehoben werden mußte, so daß damit Veränderungen der Luftfeuchtigkeit und somit der Transpiration verursacht wurden. Übrigens gaben bei meinen Versuchen die Ablesungen am Gradbogen (S. 224) dieselben Resultate wie die Registrierungen.

So weit ersichtlich, befanden sich die von SCHILLING und die von mir benutzten Exemplare von *M. p.* in einem ähnlichen Entwicklungsstadium und besaßen Blätter von ähnlicher Größe. Denn den Blättern kam bei SCHILLING ein statisches Moment bis zu 28 g, bei mir bis zu 24 g zu. Zudem wurde sowohl von SCHILLING als auch von mir dasselbe Resultat mit großen und kleinen Blättern, sowie mit solchen erhalten, die 1 oder 2 Paare von Fiederstrahlen besaßen. Allerdings gibt SCHILLING an, daß die Blätter von *M. p.* noch vollständig in die Ausgangslage zurückkehrten, wenn durch die Anhängung des Gewichts das auf die Gelenke wirkende statische Moment vervierfacht wurde, während in meinen Versuchen zum Teil schon eine Verdreifachung des statischen Moments bewirkte, daß das Blatt sich nicht mehr vollständig bis in die Normallage erheben konnte (vgl. Fig. 30, 31, sowie 25, 26). Da aber bei SCHILLING Angaben über die Größe der durch ein bestimmtes Gewicht erzielten Ausbiegungen fehlen, so läßt sich nicht beurteilen, ob die von SCHILLING benutzten Pflanzen etwas kräftigere Gelenke besaßen.

Der schnelle Verlauf der Gegenbewegung schließt aber aus, daß dieselbe die Folge einer Orientierungsbewegung sein kann, die infolge der Ablenkung aus der Gleichgewichtslage durch heliotropische, geotropische usw. Reizungen verursacht wurde. Übrigens fand SCHILLING, wie schon S. 219 erwähnt ist, daß die Gegenbewegungen ebenso eintreten, wenn der Blattstiel sofort nach der Belastung, durch Neigung der Pflanze, wieder in die normale bisherige Lage zum Lot gebracht wird. Auch ich erhielt unter solchen Bedingungen einen analogen Erfolg, d. h. eine Abwicklung der Gegenbewegungen in der von mir beobachteten Weise.

Jedenfalls besitzen, nach unseren Erfahrungen die Hauptgelenke von *M. p.*, sowie die von *M. Sp.* die Befähigung zu einer je nach den Umständen geringeren oder ansehnlicheren Gegenreaktion, eine Befähigung, die in den Gelenken von *Phaseolus*

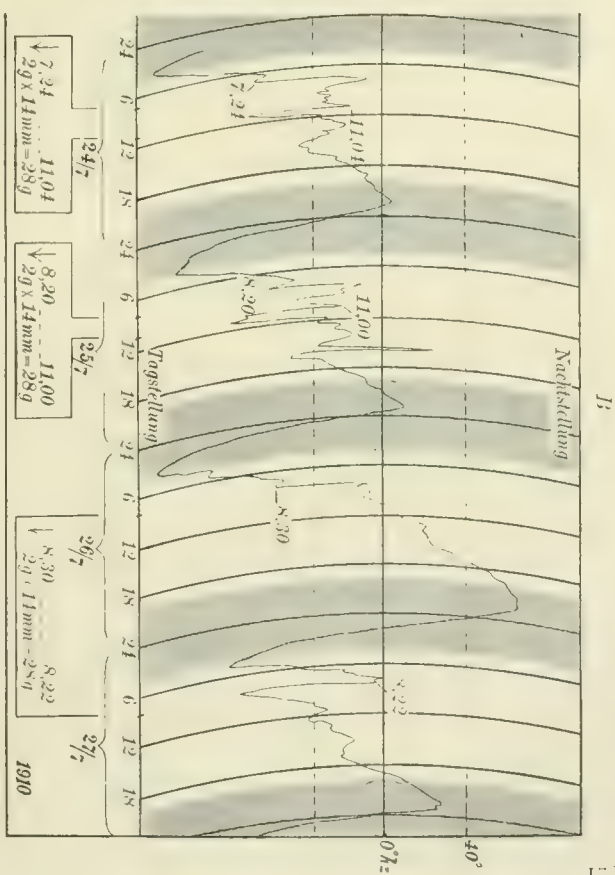
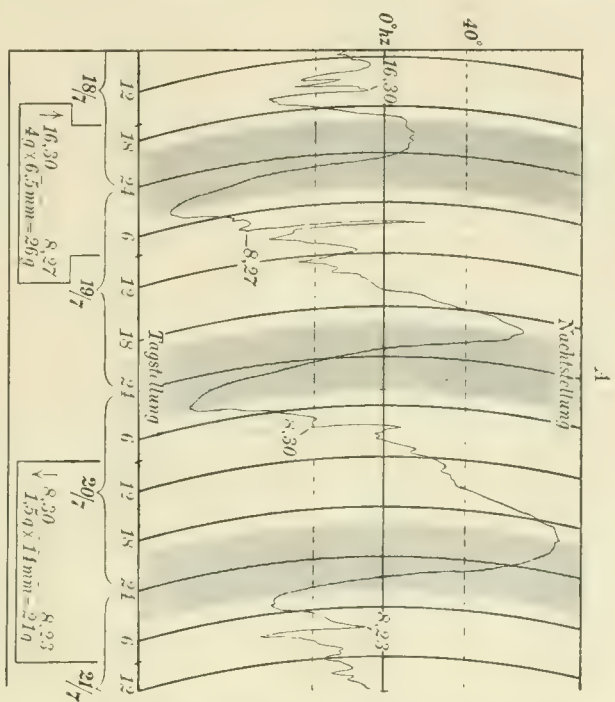


Fig. 30 A und B.
Mimosa pudica. Nordhaus. Statisches Moment des Blattes mit zwei Fiederstrahlen 20.4 g. Distanz vom oberen Gelenkende bis Schreibhebelnaden 21 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. — $\frac{1}{8}$ der natürlichen Größe.

Auslösung einer submaximalen Stoßreizung könnte allerdings die durch das angehängte Gewicht bewirkte Senkung verstärken, würde aber durch die selbstregulatorische Ausgleicheung der Stoßreizung das Blatt im allgemeinen nur bis zu der gesenkten Lage erheben, die ihm durch die Belastung aufgedrängt wird.

Da bei *Mimosa* nur die eine Gelenkhälfte auf Stoß reagiert, so wird man sich fragen müssen, ob vielleicht auch unsere Gegenreaktionen allein durch diese empfindliche Gelenkhälfte vermittelt werden. SCHILLING hat dieses auf Grund von Versuchen, bei denen auch mit einseitig operierten Gelenken gearbeitet wurde, zu bejahen versucht, doch sind diese Experimente nicht derart durchgeführt und vertieft, daß man sie als entscheidend ansehen kann. Ohnehin kann die heutige Sachlage nicht gerade zu einer näheren Verfolgung der hier angeregten Frage ermuntern.

Beim Verbleib der Belastung kommen analoge Erfolge zum Vorschein, wie wir sie für das Blatt von *Phaseolus* kennen lernten (S. 225). Bei *M. Sp.* (Fig. 25 *B* 4./7.—5./7.); 26 *A* 5./6.—6./6.) kann schon eine Belastung, durch welche das auf das Gelenk wirkende statische Moment etwa verdoppelt wird, bewirken, daß sich der Blattstiel auch am folgenden Tag nicht wieder auf die normale Höhe erhebt, und in Fig. 25 *B* sieht man, daß der Blattstiel ungefähr nur bis zu der Lage ansteigt, in die er am vorhergehenden Tag durch die Belastung herabgedrückt worden war. Bei *M. p.* machte sich eine solche Beeinflussung bei einer Verdoppelung des statischen Blattmoments noch nicht deutlich bemerkbar (Fig. 27), jedoch wurde durch eine etwas höhere Belastung verursacht, daß sich das schlaf tätige Blatt am nächsten Morgen nicht mehr vollkommen bis zu der normalen Höhe erhob (Fig. 30, 31). Bei einer größeren Belastung kommen aber häufig erhebliche Unregelmäßigkeiten dadurch zuwege, daß das auf Erhebung hinarbeitende Blatt in unbestimmter Weise seitliche Ausbiegungen vollführt und gelegentlich sogar einmal umkippt. Durch derartige Vorgänge ist der abnorme Verlauf der Kurve in Fig. 31 (30./7.—31./7.) bewirkt, in der auch einmal eine Unterbrechung eintritt, weil der Schreibhebel durch die Ausbiegungen des Blattstiels für einige Zeit von der Schreibfläche abgehoben wurde.

Anderseits muß der Blattstiel von *Mimosa* durch das Anhängen eines zureichenden Gewichts eine Zunahme der abendlichen Senkung erfahren, in der er normalerweise nicht, wie das Blatt

von *Phaseolus* (S. 181), bis zur Vertikalstellung herabsteigt. In der Tat tritt uns ein solcher Erfolg der stärkeren Belastung in Fig. 27 und 30 entgegen, während bei schwächerer Belastung keine auffällige Beeinflussung des Bewegungsganges bemerklich wird. Auf diese Weise kann also verursacht werden, daß ein Blatt, welches sich normalerweise in der Nachtstellung nur wenig unter die Horizontale bewegt, infolge der Belastung tiefer herabsteigt und somit eine unter Umständen erhebliche Vergrößerung der Amplitude der Schlafbewegungen erfährt (vgl. Fig. 30). Da nun infolge der Vorwärtsbewegung der sekundären Blattstiele von *Mimosa* an jedem Abend eine nicht unerhebliche Vermehrung des statischen Moments eintritt, so ist nicht ausgeschlossen, daß auf diese Weise eine Zunahme der Senkung und der Schlafamplitude herbeigeführt wird. Wenn auch in der Regel das Festbinden der sekundären Blattstiele, also die Ausschaltung dieser abendlichen Belastungszunahme, keinen auffälligen Einfluß auf den Verlauf der Schlafbewegungen des primären Blattstiels hat, so ist doch nicht unmöglich, daß in bestimmten Fällen ein erheblicher Erfolg erzielt wird, weil ja die Blätter in einem individuell verschiedenen Grade auf die Veränderung des statischen Moments reagieren. Es ist also neben anderen auch dieser Faktor zu berücksichtigen, wenn es sich darum handelt, die Modifikation des Ganges der Schlafbewegungen zu erklären, die ich in früheren Versuchen nach dem Festbinden des sekundären Blattstiels von *M. p.* beobachtete (vgl. PFEFFER, Schlafbewegungen 1907, S. 384).

Übrigens habe ich für den Hauptblattstiel von *Mimosa* nicht speziell verfolgt, welcher Art die Veränderungen im Verlauf der Schlafbewegungen sind, die durch eine bleibende, aufwärts oder abwärts wirkende Belastung hervorgerufen werden, da die Kenntnis dieser Verhältnisse für die Entscheidung unserer Hauptfragen nicht notwendig war.

In jedem Fall ist zu beachten, daß die hier in Betracht kommenden Gelenke¹⁾ bei der normalen Bewegungstätigkeit, sowie bei den von uns angewandten Aushiegungen nicht bis zur Elastizitätsgrenze in Anspruch genommen werden. Dabei bringen es die elastischen Eigenschaften der Gewebe²⁾ (einschließlich der elas-

1) Über den Bau der Gelenke vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, S. 370 und die dort zitierte Literatur.

2) PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, S. 63.

tischen Nachwirkung) mit sich, daß sowohl beim Belasten, als auch beim Entlasten die Bewegung zunächst schnell verläuft, dann verlangsamt wird und allmählich ausklingt (siehe Fig. 22 am 19./10. und 20./10.; Fig. 18 A am 19./10.). Demgemäß wird, wenn die Belastung nach 5—10 Minuten wieder entfernt wird, eine ähnliche Kurve geschrieben, wie bei der Stoßreizung von *Mimosa* (vgl. z. B. Fig. 25 B, 27, 28, 31), bei der alsbald nach der Reizung in der unteren Gelenkhälfte die selbstregulatorische Wiederherstellung der transitorisch gesenkten Expansionsenergie beginnt.

Bei allen Ablenkungen, gleichviel wie sie veranlaßt und vermittelt werden, drängt sich aber die Frage auf, ob und inwieweit durch die Einkrümmung des Gelenks, abgesehen von der elastischen Spannung, eine physiologische Gegenreaktion erweckt wird, die auf den Ausgleich der Krümmung hinarbeitet. Speziell für die rein mechanisch (durch ein Gewicht) erzielten Ablenkungen, haben unsere Untersuchungen ergeben, daß in den Gelenken von *Phaseolus* (S. 227) und *Flemingia* (S. 231) selbst durch eine ansehnliche Einkrümmung, wenn überhaupt, doch nur eine geringe und somit bedeutungslose Gegenreaktion hervorgerufen wird. Dagegen wird eine physiologische Gegenreaktion tatsächlich in den Gelenken von *Mimosa* *Speggazzinii* und *pudica* ausgelöst. Doch läßt sich zur Zeit nicht sagen, wie es kommt, daß diese Gegenbewegung bald erheblich, bald geringer und zuweilen unsicher ausfällt (S. 242).

Sofern sich diese Gegenbewegungen bei *Mimosa pudica* in kurzer Zeit (S. 234) abwickeln, kann kein Zweifel bestehen, daß sie als die Folgen irgend einer physiologischen Gegenreaktion aufzufassen sind (S. 242). Denn wenn auch gerade die Variationsgelenke verhältnismäßig schnell heliotropisch und geotropisch reagieren¹⁾, treten doch bei mäßiger Ablenkung, und speziell unter den bei unseren Versuchen gebotenen Bedingungen, die Orientierungsbewegungen im allgemeinen erst nach 1—2 Stunden deutlich hervor. Zudem haben direkte Versuche gezeigt, daß die fraglichen Gegenreaktionen bei *Mimosa* sich auch einstellen, wenn der Blattstiel sogleich nach der Belastung wiederum in die bisherige Lage zum Lot gebracht wird (S. 242). Bei langsamen Verlauf einer Gegenbewegung wird es aus den hier angedeuteten und anderen

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, S. 622; Periodische Bewegungen 1875, S. 138.

Gründen gewöhnlich zweifelhaft bleiben, ob der Erfolg durch eine physiologische Gegenreaktion, durch Orientierungsbewegungen oder durch andere Ursachen hervorgerufen wurde (S. 231).

Tatsächlich sind die jeweilige Lage, sowie die Bewegungen des Blattes stets die Resultanten aus einer Reihe von Faktoren.¹⁾ Zu diesen gehört auch die Belastung, die schon normalerweise in einem durch Gewicht und Lage des Blattes bedingten Grade mitwirkt.²⁾ Demgemäß wird stets eine gewisse und zuweilen sogar eine erhebliche Winkelbewegung beobachtet, wenn das in horizontaler Lage befindliche Blatt so um 180 Grad gedreht wird, daß seine morphologische Oberseite nunmehr nach abwärts schaut.³⁾ Natürlich muß auch eine jede anderweitige Belastung eine gewisse Ausbiegung bewirken⁴⁾, die aber, wenn sie gering ist, ohnehin nicht auffällt und die zudem durch die nie ganz ruhende Veränderung der Blattlage verwischt wird. Durch eine genügende Belastung läßt sich aber dem Blatt stets eine abgelenkte Lage aufdrängen.

Aus den Fig. 18—22 ist zu ersehen, daß sich das Primärblatt von *Phaseolus* im allgemeinen am Tage nicht mehr bis zur normalen Höhe erhob, wenn das auf das Gelenk wirkende statische Moment durch das angehängte Gewicht ungefähr verdoppelt worden war. Bei dem Blatte von *Flemingia* (Fig. 23, 24) wurde zwar nicht immer durch eine Verdoppelung, wohl aber durch eine Verdreifachung des statischen Momentes eine deutliche, bleibende Ablenkung des Blattes hervorgerufen, und ein ähnliches Resultat ergaben die Versuche mit dem Hauptblattstiel von *Mimosa* (S. 245).⁵⁾ Daraus folgt, daß die weitere Hebung einer solchen Last nicht durch die Gesamtheit der Bewegungsbestrebungen erzielt wird, die infolge der zwangsweisen Senkung des Blattes ausgelöst werden. Dabei ist zu beachten, daß mit der Hebung des gesenkten Blattes

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, S. 686; KNIEP, Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. 48, S. 1.

2) In der Erklärung zu den Figuren 18—31 ist das statische Moment der benutzten Blätter angegeben.

3) Hierauf beruht die BRÜCKESche Methode zur Bestimmung der Biegeunfähigkeit. Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, S. 378.

4) Auf das Verhältnis zwischen Belastungs- und Ausbiegungsgröße braucht hier nicht eingegangen zu werden.

5) In bezug auf die Überwindung einer Last durch die Blättchen von *Albizzia lophantha* vgl. PFEFFER, Biologisches Zentralblatt 1908, Bd. 28, S. 413.

das wirksame statische Moment zunimmt (S. 224) und daß die heliotropische Wirkung bei den von mir im Nordhaus ausgeführten Versuchen verhältnismäßig gering war. Übrigens werden auch spezielle Untersuchungen zu entscheiden haben, ob schon allein die heliotropischen Wirkungen zureichten, um die früher (S. 214) besprochenen Abweichungen im täglichen Bewegungsgange des Blattes von *Phaseolus* zu erzielen, das durch einen ansehnlichen Zug zwangsweise in einer aufwärts abgelenkten Lage gehalten wurde.

Da die Bewegungsbestrebungen sogar bei mechanischer Hemmung der Bewegungstätigkeit fort dauern, so ist von vornherein zu erwarten, daß, wie es auch die Versuche zeigen, nach dem Anhängen einer ansehnlichen Last die Bewegungen in einer den Verhältnissen entsprechenden Weise fortgesetzt werden. Demgemäß spielen sich die Schlafbewegungen in dem üblichen Rhythmus ab, wenn die belasteten Blätter von *Phaseolus*, *Flemingia*, *Mimosa* die normale Tageserhebung nicht mehr erreichen (vgl. Fig. 18—31). Natürlich muß die Lage für dieselbe Tageszeit verglichen werden. Denn wenn z. B. der Blattstiel von *Mimosa pudica* um 9 Uhr morgens belastet wird, so wird er sich über die hierdurch erzielte Lage am anderen Tage frühmorgens deshalb erheben, weil das Blatt dieser Pflanze in dem täglichen Bewegungsgang am frühen Morgen eine höhere Lage annimmt (vgl. Fig. 27—31). Diese und andere Beziehungen müssen stets, somit auch bei seimonastischen, autonomen usw. Bewegungen beachtet werden. Jedoch ist es nicht geboten, auf diese und andere Verhältnisse einzugehen, die teilweise schon im Verlauf dieser Arbeit gestreift wurden.

Aus allen diesen Gründen ist es schwer festzustellen, ob nach einer geringen oder ansehnlichen Belastung eine schwache Gegenreaktion sogleich, oder nach einigen Stunden, oder am nächsten Tag zur Geltung kommt. Selbst dann, wenn eine schwache Gegenbewegung bald nach der Belastung auftritt, wird es oft schwer oder unmöglich sein, zu entscheiden, ob dieselbe durch eine physiologische Gegenreaktion oder durch andersartige Bewegungsbestrebungen (autonome Oszillationen, heliotropische Wirkungen usw.) erzielt wurde (S. 228). Ja es ist denkbar, daß eine schwache und schnell verlaufende Gegenreaktion deshalb nicht hervortritt, weil nach dem Belasten die Senkung eine gewisse Zeit fort dauert und als Resultante aus dieser und der transitorischen Gegenreaktion eine reale Gegenbewegung nicht bemerklich wird.

Da man im allgemeinen erwarten darf, daß eine jede Störung mehr oder minder eine auf die Beseitigung der Störung hinarbeitende Gegenreaktion erweckt¹⁾, so wird man geneigt sein, anzunehmen, daß ein entsprechendes Reaktionsbestreben auch bei der Einkrümmung der Gelenke besteht. Demgemäß darf man wohl unsere empirischen Erfahrungen dahin deuten, daß die Befähigung zu einer derartigen Gegenreaktion bei *Mimosa* ausgesprochen, bei *Phaseolus* und *Flemingia* aber in einem so geringen Grad vorhanden ist, daß sie nicht durch eine deutliche Gegenbewegung zum Ausdruck kommt.

Tatsächlich tritt uns eine entsprechende Gegenreaktion bei wachstumsfähigen Organen darin entgegen, daß eine Krümmung, die durch gewaltsame Beugung über die Elastizitätsgrenze aufgedrängt ist, selbstregulatorisch ausgeglichen wird.²⁾ Eine derartige Gegenreaktion dürfte also bis zu einem gewissen Grad auch denjenigen Blättern zukommen, die ihre Schlafbewegungen mit Hilfe von Wachstumstätigkeit ausführen.

Da bei den Variationsgelenken, vermöge ihrer elastischen Eigenschaften, die normalerweise vorkommenden Ausbiegungen mit dem Schwinden der Ursache wieder ausgeglichen werden, so ist bei ihnen eine besondere physiologische Gegenreaktion nicht so wichtig, wie bei wachsenden Organen, bei denen öfters eine Beugung über die Elastizitätsgrenze vorkommt. Jedoch treten sowohl bei den mit Variation, als auch bei den mit Wachstum arbeitenden Blättern häufig die Orientierungsbewegungen derart in den Vordergrund, daß, wie es ja zweckmäßig ist, die autotropen Regulationen durch die orientierenden Reaktionen überwunden werden.

Handelt es sich um die Erweckung von Gegenreaktionen durch eine gewaltsame Beugung, so liegen die Verhältnisse etwas anders, als bei Krümmungen, die durch die Eigentätigkeit des Organismus bewirkt werden. Allerdings muß auch hierbei gefragt werden, ob eine Gegenreaktion durch das Realisieren der aktiven Krümmung ausgelöst wird, bei der tatsächlich etwas andere Bedingungen, z. B. andersartige Spannungsverhältnisse bestehen, als bei einer gewaltsamen Beugung. Außerdem fragt es sich, ob die den Bewegungen zugrunde liegenden Reaktionen auch ohne die Krümmung ablaufen. Daß die Einkrümmung nicht immer

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, S. 365, 596.

2) Vgl. PFEFFER, l. c. S. 596 und die dort zitierte Literatur.

nötig ist, beweisen u. a. die Tatsachen, daß die selbstregulatorischen Prozesse, welche die autonomen Bewegungen, sowie die Rückbewegung des durch eine Stoßreizung gesenkten Blattes von *Mimosa* vermitteln, sich auch dann abspielen, wenn die Ausführung der Bewegungen mechanisch unmöglich gemacht ist. Dasselbe gilt für den Ablauf der die Schlafbewegungen vermittelnden Vorgänge, sowie z. B. für die Auslösung der geotropischen Prozesse, die mit der Aufhebung des Reizanstosses auch dann rückgängig werden, wenn die Realisierung der angestrebten Krümmung unmöglich gemacht war.

Auf Grund der Gesamtheit derartiger Erfahrungen muß es wahrscheinlich dünken, daß auch durch diese aktiven Einkrümmungen, insbesondere bei den Schlafbewegungen, keine erheblichen, auf den Ausgleich der Krümmungen hinarbeitende Reaktionen ausgelöst werden (S. 206, 208).

Kapitel VI.

Die Intensität der Bewegungen.

Die im ausgewachsenen Zustand bewegungsfähigen Gelenke sind im allgemeinen derart gebaut, daß ein mehr oder weniger zentral gelegener Gefäßbündelkomplex von parenchymatischen Geweben umgeben ist, welche durch die aktive, relativ ungleiche Änderung der Expansionsbestrebungen (der Spannung) die Einkrümmung des Gelenkes herbeiführen.¹⁾ Hierbei kommt die neutrale Achse (neutrale Ebene) zumeist annähernd in die Mitte des Gefäßbündelstranges zu liegen, der durch die in Betracht kommende Zugspannung keine nennenswerte Verlängerung erfährt. Sofern aber die Ausführung der angestrebten Krümmung mechanisch unmöglich gemacht ist, wird gegen die Widerlage ein entsprechender Druck entwickelt, der, wie es sich aus der Erklärung zu den Figuren 2—10 ergibt, einen verhältnismäßig sehr ansehnlichen Wert erreichen kann.²⁾

Jedoch läßt sich nur empirisch entscheiden, ob der gegen die Widerlage entwickelte Druck derjenigen Energiesumme äquivalent ist, die bei der Realisierung der Einkrümmung aktiviert wird. Denn es wäre auch denkbar, daß das nicht der Fall ist, weil der Druck gegen die Widerlage nur bis zu einem gewissen Grenzwert ansteigt, der sich beim Nachgeben der Widerlage, also auch beim Einkrümmen erhält, weil die Abnahme durch selbstregulatorische Lenkung der zur Energieentwicklung führenden Prozesse (gleichviel, welcher Art diese sein mögen) verhindert wird. Etwas Analoges geschieht, wenn ein wachsendes Organ auf eine überwindbare Widerlage trifft. Denn sobald gegen diese (mit oder ohne Turgorschwellung) der genügende Druck entwickelt ist, beginnt die Fortschiebung der Widerlage, die lange anhalten und somit

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 2, S. 370 und die an dieser Stelle zitierte Literatur.

2) Siehe auch PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 102.

zu einer großen Arbeitsleistung führen kann, weil der Außendruck (also auch die Turgorenergie) selbstregulatorisch auf gleicher Höhe erhalten wird.¹⁾

Tatsächlich hat aber das Festhalten der Blätter keinen wesentlichen Einfluß auf die zur Energieentwicklung führenden Prozesse, da die bei der Hemmung entwickelte Spannung ausreicht, um das Blatt nach dem Freimachen ungefähr in dieselbe Stellung zu bringen, die es für die gleiche Zeit bei freier Beweglichkeit angenommen haben würde. Die Beweise hierfür sind schon früher erbracht, wo mitgeteilt wurde, daß das in der Nachtstellung fixierte Blatt von *Phaseolus* bei dem Befreien am Morgen durch eine zunächst schnellende, dann langsamer werdende Bewegung allmählich in die Tagstellung übergeführt wird, und daß das in der Tagstellung festgehaltene Blatt bei dem Befreien am Abend in analoger Weise in die Nachtstellung übergeht (S. 197). Wenn dieses Ziel nicht immer vollständig erreicht wird, so ist dieses, wie ebenfalls schon hervorgehoben wurde, mit Rücksicht auf die mit der Behandlung verknüpften Eingriffe und auf andere Momente völlig verständlich.

Durch den gegen den Widerstand entwickelten Druck wird also diejenige Energie gekennzeichnet, die, nach dem Entfernen des Widerstands, die Einkrümmung des Gelenkes bewirkt, welche so lange fortschreitet, bis z. B. dadurch, daß mit der Krümmung die Expansionsenergie in der aktiven oberen Gelenkhälfte abnimmt, die elastische Gegenwirkung in der unteren Gelenkhälfte aber zunimmt, ein Gleichgewichtszustand erreicht ist. Daß hierbei, neben diesen Hauptbedingungen, auch andere Faktoren direkt und indirekt mitwirken können, braucht hier nicht diskutiert zu werden, und es genügt nochmals daran zu erinnern, daß eine durch die Einkrümmung erweckte Gegenreaktion nicht, oder doch nicht wesentlich in Betracht kommt (S. 206, 251).

Natürlich nimmt mit dem Fortschreiten der Einkrümmung die Befähigung zu äußerer Druck- oder Arbeitsleistung ab. Bei einem Blatt, das z. B. bereits in die halbe Nachtstellung übergang, wird also die Fortbewegung durch eine Gegenwirkung aufgehalten werden, die bei dem Beginn der Abendbewegung überwunden

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, S. 144, 891; Druck- und Arbeitsleistungen 1893, S. 284, 323, 418.

wird. Ein Maximum der Außenarbeit aber wird in diesem, wie in analogen Fällen, erreicht, wenn der Widerstand (die Belastung) so reguliert wird, daß er mit dem Fortschreiten der Krümmung dauernd abnimmt.¹⁾ Übrigens ist auch aus dem Verlauf der Kurven, welche die Bewegungsbestrebungen des gegen einen Widerstand arbeitenden Blattes wiedergeben (Fig. 2—10), zu ersehen, daß z. B. mit der Annäherung an die Nachtstellung die Energie abnimmt, die zur Fortbewegung in der gleichen Richtung zur Verfügung steht.

Die Größe des gegen den Widerstand entwickelten Druckes wird in der S. 173 angegebenen Weise ermittelt. Die Differenz zwischen dem höchsten und tiefsten Stand der Schreibspitze gibt aber die Energie an, welche den Bewegungsbestrebungen entspricht, die z. B. darauf gerichtet sind, das Blatt aus der höchsten Tagstellung in die tiefste Nachtstellung zu führen. Da es für diese Bestimmungen einerlei ist, ob der Federwiderstand nur nach einer oder nach zwei Seiten ausgebogen wird, so ist dessen Lage im ungespannten Zustand nicht angegeben. Übrigens würde für den freien Federwiderstand durch den Schreibzeiger eine Linie gezogen werden, die in den meisten Fällen nicht weit über oder unter die in den Figuren eingetragene Linie für die Krümmungsmittelpunkte der Bogenordinaten zu liegen käme. Eine sehr weitgehende Abweichung kommt eigentlich nur für die Versuche in Betracht, bei denen das Blatt in einer stark nach abwärts oder aufwärts abgelenkten Lage gehalten wurde (vgl. Fig. 17).

Der Krümmungserfolg hängt natürlich nicht allein von der auf die Krümmung hinarbeitenden Energie, sondern ebenso von den elastischen Eigenschaften des Organs ab. Da die Krümmung mit Zunahme der Elastizität (also mit der Verringerung der Biegefähigkeit) abnimmt, so ist es möglich, daß zwar gegen den Widerstand eine sehr hohe Energie entwickelt wird, aber nur eine geringe Ausbiegung des freien Blattes zustande kommt. Dabei sind die Höhe der gegen eine unverrückbare Widerlage entwickelten Energie, sowie der Radius, zu dem sich das Gelenk des frei gemachten Blattes krümmt, von der Länge des Gelenks unabhängig. Dagegen nimmt, bei gleichem Krümmungsradius, mit der Länge des Gelenkes die Ablenkung zu, welche das an dem oberen Ge-

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, S. 894; Studien zur Energetik 1892, S. 236.

lenkende unverrückbar befestigte Blatt gegenüber der Horizontalen erfährt.

Bei Berücksichtigung dieser und anderer Verhältnisse erscheint es begreiflich, daß bei verschiedenen Individuen derselben Pflanze der gegen die Widerlage entwickelte Druck trotz ähnlicher Dimensionsverhältnisse der Gelenke ziemlich verschieden ausfallen kann, während die Schlafbewegungen der freien Blätter eine ähnliche Amplitude ergeben. Es wurde aber nicht zu ermitteln versucht, wie weit ein solches Verhalten durch die Verschiedenheit der Elastizitätsverhältnisse der Gelenke oder durch andere Faktoren bedingt ist. Auch wurde nicht verfolgt, wie sich z. B. das Verhältnis zwischen Last und Ausbiegungsgröße mit der zunehmenden Einkrümmung des Gelenks ändert.

Im allgemeinen wird man aber annehmen dürfen, daß die Größe der Einkrümmung eines bestimmten Gelenks (bei den verschiedenartigen Bewegungen) durch die Energiewerte bestimmt wird, die durch die Größe des Drucks gegen die Widerlage bemessen werden. Dem entspricht es auch, daß, so weit das im allgemeinen beurteilt werden kann, in den von dem freien und dem gehemmten Blatt geschriebenen Kurven ähnliche Ausschlagverhältnisse für die ihrer Mechanik oder ihrer Veranlassung nach verschiedenartigen Bewegungen gefunden werden. Das ist insbesondere auch in bezug auf die Schlafbewegungen und die seismonastischen Bewegungen des Blattstiels von *Mimosa* der Fall, denen ja nachweislich auch eine verschiedenartige Zellmechanik zugrunde liegt. Diese allgemeinen Beziehungen gelten in prinzipieller Hinsicht für alle Variationskrümmungen, also z. B. auch für geotropische, heliotropische usw. Reaktionen, die ja ebenfalls einen erheblichen Druck gegen eine Widerlage entwickeln. Dabei ist stets zu beachten, daß die Krümmung eine relativ ungleiche Expansionsänderung in den antagonistischen Geweben voraussetzt, also dann unterbleibt, wenn sich eine ansehnliche, aber völlig äquale Spannungsänderung vollzieht.

Mit den entsprechenden Anpassungen gilt das Gesagte auch für die Krümmungsbewegungen wachsender Organe, von deren Verhalten gegen Widerstände bereits die Rede war (S. 208, 250). Auch bei diesen Objekten ist leicht zu sehen, daß es zu einem recht ansehnlichen Schnellen und Einkrümmen kommen kann, wenn das Hindernis weggeräumt wird, durch das die Ausführung der

angestrebten Bewegung verhindert worden war.¹⁾ Indes kommen bei den wachsenden Organen verschiedene Faktoren in Betracht und so ist es z. B. einleuchtend, daß sich bei den plastischen Geweben keine hohe Spannung ausbildet²⁾ und daß deshalb bei dem Losmachen dieser gewöhnlich nur eine geringe Einkrümmung erfolgen wird.

Die ansehnlichen Druckleistungen, welche die in ihrem Bewegungsstreben gehemmten Blätter gegen die Widerlage entwickeln, fordern natürlich eine entsprechende Leistung durch die Expansionsverhältnisse der antagonistischen Gelenkhälften. In bezug auf den maßgebenden Wechsel dieser Expansionsverhältnisse (bei dem aber stets eine positive Spannung der aktiven Gewebe bestehen bleibt) kam ich in früheren Studien³⁾, auf Grund der Änderung der Biegungsfähigkeit⁴⁾ und des Verhaltens der einseitig operierten Gelenke, zu folgenden Schlüssen, die ich hier kurz behandeln darf, da sie auch in meiner Physiologie⁵⁾ zusammengefaßt sind. Aus dem Umstand, daß die Biegungselastizität bei dem Übergang in die Nachtstellung zunimmt, bei der auch im Dunklen erfolgenden Rückbewegung konstant bleibt, am Tageslicht aber sinkt, wurde geschlossen, daß bei dem Übergang in die Nachtstellung die Expansionsenergie zunächst allein oder doch vorwiegend in der konvex werdenden Hälfte ansteigt, dann weiterhin in dieser bis zu einem gewissen Grad zurückgeht, während sie zugleich in der anderen Hälfte zunimmt, um dann endlich im Tageslicht in beiden Hälften zu sinken. Mit diesen Schlüssen waren auch die Erfahrungen in Einklang zu bringen, die bei den immer etwas kritischen Versuchen gewonnen wurden, bei denen die eine Gelenkhälfte entfernt worden war.

Meine erneuten Versuche über das Zustandekommen der Schlafbewegungen⁶⁾ führten aber zu Resultaten, die Zweifel er-

1) In bezug auf die Schlafbewegungen mittels Wachstum vgl. WIEDERHEIM, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1904, Bd. 40, S. 247.

2) Vgl. PFEFFER, *Pflanzenphysiol.*, II. Aufl., Bd. II, S. 64.

3) PFEFFER, *Periodische Bewegungen* 1875.

4) Bisher wurde zumeist, auch von mir, der Ausdruck „Biegungsfestigkeit“ benutzt. Doch ist es korrekter, „Biegungsfähigkeit“ oder „Biegungselastizität“ anzuwenden.

5) PFEFFER, *Pflanzenphysiologie*, II. Aufl., Bd. 2, S. 522.

6) PFEFFER, *Untersuchungen über die Entstehung d. Schlafbewegungen* 1907, S. 409.

wecken mußten, ob die obigen Deutungen den wahren Verhältnissen entsprechen. Dazu kommt die inzwischen gewonnene Erfahrung, daß unter Umständen z. B. die Blätter von *Phaseolus* ihre Schlafbewegungen in normaler Weise und dauernd ausführen können, ohne daß eine wesentliche Veränderung der Biegungsfähigkeit eintritt.¹⁾ Da ich aber diese Fragen bis dahin nicht zureichend verfolgte und anderweitige entscheidende Untersuchungen nicht vorliegen, so muß es zurzeit unentschieden bleiben, in welcher Weise sich die Expansionsverhältnisse in den antagonistischen Gelenkhälften, speziell auch bei der Erzielung der Schlafbewegungen ändern. Sollte aber hierfür eine Zunahme der Expansionsenergie in der einen Hälfte, bei gleichzeitiger Abnahme in der antagonistischen Hälfte stattfinden, so würde der Expansionszuwachs in der konvex werdenden Hälfte ungefähr nur halb so groß ausfallen müssen, als dann, wenn diese Hälfte allein aktiv wäre. Der Spannungszuwachs in dieser Hälfte müßte aber noch ansehnlicher werden, wenn z. B. während des Übergangs in die Nachtstellung gleichzeitig auch die Expansionsenergie in der konkav werdenden Hälfte, jedoch in einem relativ geringeren Grade zunähme.

Im übrigen habe ich u. a. in bezug auf die Nutzbarmachung der gegen eine Widerlage entwickelten Druckleistung zur Abschätzung der in dem Gelenkgewebe entwickelten Energie in prinzipieller Hinsicht nichts Neues dem hinzuzufügen, was bei Behandlung dieser Frage in meinen *Periodischen Bewegungen* 1875, S. 98 ausgesprochen wurde. Läßt sich nun auch ein gewisses Eingehen auf diese Probleme nicht wohl umgehen, so darf ich mich doch, unter Verweisung auf die eben genannte Arbeit, sowie auf die Zusammenfassungen in meiner *Physiologie* (II. Aufl., Bd. II, S. 513, 378) kurz fassen.

Zur Veranschaulichung der im Gelenk obwaltenden Verhältnisse wollen wir uns ein Modell vorstellen, in dem an die Stelle des Gefäßbündelkomplexes ein dünnes, biegsames Stahlband getreten ist, an dessen einem Ende beiderseitig und senkrecht gegen das Stahlband je zwei Metallplättchen gelötet sind, von denen das

1) Einige Mitteilungen werden später (S. 267) gegeben. Auch wird in Kap. VII mitgeteilt, daß die Schlafbewegungen bei *Phaseolus* auch dann fort dauern, wenn das Gelenk verdunkelt, die *Lamina* aber erhellt ist. — Weiterhin wird auch noch kurz auf die Arbeiten LEPESCHKINS hingewiesen werden.

eine mitsamt dem Stahlband an einem (den Stengel vorstellenden) Stab fixiert ist. Wird nun zwischen je zwei dieser aufgelöteten Plättchen ein komprimiertes Stück Kautschuk (oder Gelenkparenchym) gebracht, so übt diese positiv gespannte Masse einen entsprechenden Druck auch gegen das obere (nicht fixierte) Plättchen aus, das den kurzen Arm eines Winkelhebels bildet, dessen Drehpunkt in der neutralen Ebene (dem Stahlband bzw. dem Gefäßbündel) liegt, und dessen langer Arm durch das verlängerte, ausgesteift zu denkende Stahlband (bzw. das Blatt oder den Blattstiel) gegeben ist. Je mehr also in dem Bewegungsgelenk die aktiven Elemente gegen die Peripherie rücken, um so günstiger gestaltet sich das Krümmungsmoment, d. h. die Lage des Schwerpunkts in diesem System von parallelen Kräften, die in derselben Weise wie gegen die Widerlage am oberen Gelenkende, auch gegen eine jede Querschnittsebene wirken, die man sich an beliebiger Stelle durch das Gelenk gelegt denkt.

Da aber die Verteilung der aktiven Elemente und somit die Lage des Schwerpunkts im Gelenk nicht genügend bekannt sind, so läßt sich auf Grund der Bestimmung des Druckes, den das Blatt gegen eine Widerlage ausübt, immer nur eine annähernde Schätzung der in den aktiven Elementen des Gelenks entwickelten Energie vornehmen. Bei dieser Schätzung sollen, wie das auch früher (l. c. 1875, S. 104) von mir geschah, die Voraussetzungen so gewählt werden, daß die mittlere Leistung der aktiven Gelenkmasse wohl zu gering gefunden wird, und daß den besonders aktiven Elementen jedenfalls eine höhere energetische Leistung zukommt.

Wir wollen uns nun zu *Phaseolus vitellinus* wenden, für welche in den in den Fig. 2—8 aufgeführten Versuchen (wie die Figurenerklärungen zeigen) für das gegen einen Widerstand wirkende Gelenk des Primärblattes Leistungen gefunden wurden, die (in bezug auf das obere Ende des Gelenks) einem statischen Moment von 160,2 g (Fig. 4) bis 390 g (Fig. 6) äquivalent sind. Jedoch fielen in einigen der hier nicht mitgeteilten Versuche die Leistungen etwas höher, im Maximum bis zu einem statischen Moment von 545 g aus. In meinen früheren Versuchen (Periodische Bewegungen 1875, S. 103), die ich, unter Benutzung des Hebeldynamometers, mit einer anderen Rasse von *Phaseolus vulgaris* anstellte, ergaben sich statische Momente von 95 bis 267,5 g.

Da die Gelenke dieser Rasse eine ähnliche Dicke besaßen wie die von *Phaseolus vitellinus*, so müssen anderweitige Faktoren verursacht haben, daß im allgemeinen etwas geringere statische Momente gefunden wurden. Ob dieses durch die spezifischen Eigenheiten des Objekts, durch die Methodik oder andere Umstände bedingt war, kann dahingestellt bleiben.

Ohnehin zeigen die Resultate der neuen Versuche mit *Phaseolus vitellinus*, daß sich auch dann erheblich verschiedene Druckleistungen ergeben, wenn die Gelenke ungefähr gleiche Dimensionen besitzen. Augenscheinlich können also individuelle Differenzen eine Rolle spielen und es ist auch bereits (S. 254) darauf hingewiesen, daß infolge der elastischen und anderer Eigenschaften eine verschiedene Energie nötig sein kann, um dieselbe Bewegungsamplitude zu erzielen. In dieser Hinsicht können Modifikationen offenbar auch mit der Entwicklung und dem Altern der Gelenke eintreten. Die Differenzen in den Druckleistungen, wie sie in den Fig. 2—8 durch den Verlauf der Kurvenausschläge auch bei dem Vergleich aufeinander folgender Tage zu erkennen sind, dürften wohl teilweise durch die Veränderung der Außenbedingungen, teilweise durch seitlich gerichtete Bewegungsbestrebungen der Blätter, teilweise durch die Methodik und andere Verhältnisse verursacht worden sein. Übrigens kam die volle Schlafamplitude, wenigstens während der günstigen Jahreszeit, auch schon an trüben Tagen, sowie bei tagesrhythmischen Wechsel der künstlichen Beleuchtung zustande.¹⁾

Die angegebenen Druckleistungen wurden von Gelenken vollbracht, die bei einer Länge von 4—5 mm einen Durchmesser von 2,8—3 mm besaßen (S. 188). Legen wir unseren Betrachtungen, ebenso wie es in meiner früheren Arbeit geschah (l. c. 1875, S. 104), ein genau zylindrisches²⁾ Gelenk von 3 mm Durchmesser zugrunde, so besitzt eine jede der beiden äqualen Gelenkhälften eine Querschnittsfläche von 3,53 qmm, die also bei den benutzten Objekten nie überschritten und oft nicht erreicht wurde. Setzen wir weiter voraus, daß der Schwerpunkt der im Gelenkparenchym entwickel-

1) Auf die besonderen Verhältnisse, welche durch die Fixierung der Blätter in einer abnormen Lage herbeigeführt werden, haben wir hier nicht einzugehen. Vgl. S. 210 und Fig. 16.

2) Tatsächlich besitzt das Gelenk keinen genau kreisförmigen Querschnitt. Vgl. PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 105.

ten parallelen Kräfte 1,4 mm von der neutralen Achse, also nur 0,1 mm von der Oberfläche entfernt liegt, so ist jedenfalls eine zu ansehnliche Länge des Hebelarms angenommen. Wird dann unter diesen Voraussetzungen und unter der Annahme, daß das ganze Gelenkgewebe gleich wirksam sei, berechnet, wie hoch in demselben die Energieentwicklung für die Flächeneinheit (1 qmm) sein muß, um die durch das statische Moment gekennzeichnete Leistung gegen die Widerlage zu vollbringen, so muß unter allen Umständen ein zu geringer Mittelwert gefunden werden. Dieser fällt außerdem auch deshalb zu gering aus, weil vermutlich das Gefäßbündel (dem für jede der beiden Gelenkhälften eine Querschnittsfläche von etwa 0,25 qmm zukommt, l. c. 1875, S. 105), sowie vielleicht auch noch gewisse andere Elemente gar nicht aktiv tätig sind. Außerdem ist mit Sicherheit zu erwarten, daß sich nicht alle Elemente in gleicher Weise betätigen, daß also die Leistung der besonders aktiven den Mittelwert erheblich übertrifft. In bezug auf einige andere, untergeordnete Faktoren, durch die ebenfalls nur eine Reduktion des fraglichen Mittelwerts veranlaßt werden kann, sei auf meine frühere Abhandlung (1875, S. 105) verwiesen. Beiläufig sei auch nur darauf hingewiesen, daß die angeführten statischen Momente immer für das obere Ende des Gelenks berechnet sind und demgemäß z. B. für die Mitte des Gelenks etwas höher ausfallen, da diese 2—2,5 mm weiter von dem Punkte entfernt ist, an dem das Blatt dem Widerstand aufliegt.

Wird also z. B. bei dem Bestreben des Blattes von *Phaseolus*, aus der höchsten Tagstellung in die volle Nachtstellung überzugehen, eine Druckleistung erzielt, die einem statischen Moment von 390 g entspricht, und nehmen wir an, daß die ganze Leistung von der allein aktiven oberen Gelenkhälfte vollbracht wird, so berechnet sich unter den erwähnten Voraussetzungen für 1 qmm eine Expansionsenergie von $\frac{390}{1,4 \cdot 3,53} = 78,9$ g oder von 7,64 Atmosphären.

Dieser Wert sinkt aber auf die Hälfte, also auf 39,5 g = 3,82 Atmosphären¹⁾, wenn die antagonistische untere Gelenkhälfte während der Einkrümmung ebensoviel an Spannungsintensität verliert, als

1) In den Periodischen Bewegungen 1875, S. 105 muß, wie ohne weiteres aus dem Zusammenhang zu ersehen ist, in Zeile 13 von unten für „Millim.“ „qmm“ und in Zeile 7 von unten für „Quadratcentimeter“ „Quadratmillimeter“ stehen.

die obere Gelenkhälfte daran gewinnt, wenn also beide Gelenkhälften harmonisch zusammenarbeiten. Ist die gemessene Druckleistung einem statischen Moment von 160,2 g äquivalent, so stellt sich die Expansionsenergie für 1 qmm des Gelenkquerschnitts auf 32,4 g (16,2 g) oder 3,14 (1,57) Atmosphären und bei einem statischen Moment von 545 g auf 110,3 g (55,1 g) oder 10,67 (5,33) Atmosphären. Die außerhalb der Klammer stehenden Werte gelten für den Fall, daß nur die eine Gelenkhälfte aktiv ist, die eingeklammerten Werte für den Fall, daß sich die Expansionsenergie in den beiden antagonistischen Hälften im entgegengesetzten Sinn ändert.

Wie schon bemerkt, werden aber die aktivsten Elemente in den Gelenken jedenfalls eine wesentlich höhere Leistung vollbringen, die möglicherweise mehr als das Doppelte der angegebenen Werte beträgt. Die Mittelwerte werden aber um ca. $\frac{1}{4}$ höher ausfallen, wenn der Rechnung ein Gelenk von 2,88 mm Durchmesser zugrunde gelegt wird, wie ihn mehrfach die in den Versuchen benutzten Gelenke besaßen. Auch dasjenige Gelenk, das die höchste erwähnte Druckleistung (= 545 g statisches Moment) entwickelte, besaß nur einen Durchmesser von 2,9 mm.

Da aber die Krümmungsbestrebungen nur durch die inäquale Veränderung der Expansionsbestrebungen in den antagonistischen Gelenkhälften zustande kommen, so wird durch die Bestimmung der Krümmungsleistungen nicht die Gesamtspannung im Gelenk gekennzeichnet. Tatsächlich bleibt in dem bewegungstätigen Gelenk der Bohne und anderer Pflanzen jederzeit eine erhebliche positive Spannung bestehen, wie sich ohne weiteres daraus ergibt, daß sich das Gelenk stark konkav gegen die Schnittfläche krümmt, wenn das Parenchym der einen der beiden Gelenkhälften entfernt wird. Führt man diese Operation aus, während das Blatt mit dem Widerstand verkettet ist, so gibt die Ausbiegungsgröße dieses eine Vorstellung über die Intensität der Spannung, die zu dieser Zeit in der nicht entfernten oberen oder unteren Gelenkhälfte besteht. Auf diese Weise wurden schon früher (l. c. 1875, S. 104) bei dem in Tagstellung befindlichen Gelenk Spannungen gefunden, denen ein statisches Moment von 78,2 bis 158 g entspricht und einige Versuche, die neuerdings mit dem Blattgelenk von *Phaseolus vitellinus* angestellt wurden, ergaben Werte, die sich innerhalb dieser Grenzen bewegen. Übrigens habe

ich schon 1875 (l. c. S. 104) hervorgehoben, daß diese Messungen nur Annäherungswerte liefern können. Sofern die so ermittelte Spannung am Tage z. B. einem statischen Moment von 100 g (= 20,2 g für 1 qmm) äquivalent ist, so wird dieses mit dem Übergang in die Nachtstellung in der oberen Gelenkhälfte um den der Krümmungsenergie entsprechenden Wert vergrößert. Beträgt dieser z. B. für 1 qmm 78,9 g (39,5 g), so wird der oberen Gelenkhälfte in der Nachtstellung pro 1 qmm eine Gesamtspannung von $78,9 + 20,2$ (39,5 + 20,2), d. h. von 99,1 g (59,7 g) oder von 9,6 (5,78) Atmosphären zukommen. In analoger Weise ergeben sich, wie hier nicht weiter ausgemalt zu werden braucht, die Spannungsverhältnisse für andere Bewegungsphasen. Auch sei beiläufig nochmals darauf hingewiesen, daß bei der Herstellung der Gleichgewichtslage das Gewicht des Blattes mit in Betracht kommt (S. 248).

Durch die Kurven, welche von den gegen einen Widerstand arbeitenden Blättern geschrieben werden, ist auch die Energie der anderweitigen Bewegungsbestrebungen gekennzeichnet, die im Vergleich zu den Schlafbewegungen schon durch die verhältnismäßige Größe des Ausschlags angegeben wird. Diese Energie kann also bei den autonomen Oszillationen, wie sie sich bei Dauerbeleuchtung von *Phaseolus* einstellen (Fig. 7 und 8), gegenüber den Tagesbewegungen die Hälfte oder mehr als die Hälfte betragen. Dagegen pflegen die autonomen Oszillationen, somit auch die entsprechende Energieentwicklung bei den normal schlaf tätigen Blättern zumeist gering auszufallen (S. 190).

Eine ähnliche Energieentwicklung für die Flächeneinheit zeigen auch die Gelenke des gegen einen Widerstand wirkenden Hauptblattstiels von *Mimosa*, denen übrigens ein geringerer Durchmesser zukommt. Für *Mimosa pudica* ergibt sich aus den in Fig. 10 B wiedergegebenen Kurven für die Schlafbewegungen eine Druckentwicklung, die im Maximum einem statischen Moment von 63 g äquivalent ist. Da dieses Gelenk einen Durchmesser von 1,8 mm besaß, so mißt die Querschnittsfläche einer jeden der beiden Gelenkhälften 1,27 qmm. Nehmen wir an, daß der Mittelpunkt der parallelen Kräfte 0,8 mm von der neutralen Fläche entfernt ist, so berechnet sich als Mittelwert für die Leistung des Gelenkgewebes pro 1 qmm $\frac{63}{0,8 \cdot 1,27} = 62 \text{ g} = 6 \text{ Atmosphären}$, oder, falls nur eine

Gelenkhälfte aktiv ist, von $31 \text{ g} = 3 \text{ Atmosphären.}^1)$ Bei zwei anderen Versuchen wurden für diese Energieentwicklung (bei einem statischen Moment von $96,6 \text{ g}$) $9,2$ ($4,6$) resp. $5,4$ ($2,7$) Atmosphären gefunden. Beachtenswert ist, daß die Amplitude, also auch die Energieentwicklung bei einer Stoßreizung häufig $\frac{2}{3}$ des maximalen Ausschlags bei den Schlafbewegungen erreicht und zuweilen diesen ungefähr gleichkommt. Da nun die Bewegung bei einer Stoßreizung auf der Erschlaffung der unteren Gelenkhälfte beruht, also durch die Aktion in nur einer Gelenkhälfte ausgeführt wird, so kam in diesem Fall für 1 qmm des Gelenkquerschnitts eine Energieentwicklung von $9,2 \cdot \frac{2}{3} = 6,1$ oder vielleicht bis zu $9,2$ Atmosphären zustande kommen.

Eine ähnliche Energieentwicklung wird auch bei dem an sich kleineren Hauptgelenk des Blattstiels von *Mimosa Speggazzinii* gefunden. Aus dem in der Fig. 9 A dargestellten Versuch, bei dem das Gelenk ca. $1,2 \text{ mm}$ Durchmesser, also für eine jede der beiden Gelenkhälften eine Durchschnittsfläche von ungefähr $0,56 \text{ qmm}$ besaß, ergibt sich eine Druckentwicklung, die einem statischen Moment von $22,2 \text{ g}$ entspricht. Setzen wir voraus, daß der Schwerpunkt der parallelen Kräfte $0,5 \text{ mm}$ von der neutralen Fläche entfernt liegt, so ergibt sich als Leistung für 1 qmm des Gelenkquerschnittes $\frac{22,2}{0,5 \cdot 0,56} = 79,3 \text{ g}$ oder $7,7$ Atmosphären, falls nur eine Gelenkhälfte aktiv ist und von $39,6 \text{ g} = 3,85$ Atmosphären, wenn sich die Expansionsenergie in den beiden Gelenkhälften im entgegengesetzten Sinn ändert. Bei diesen Gelenken dürfte die Amplitude, und somit die Energieentwicklung bei einer Stoßreizbewegung in der Regel wohl nicht mehr als $\frac{2}{3}$ von der maximalen Energieentwicklung bei den Schlafbewegungen erreichen.

Beiläufig sei noch bemerkt, daß bei einem Versuch mit dem Endblatt des gedrehten Blattes von *Flemingia congesta* gegen die Widerlage ein Druck = einem statischen Moment von $100,8 \text{ g}$ gefunden wurde (vgl. S. 195). Bei einem Durchmesser des Gelenks von $1,8 \text{ mm}$ berechnet sich hieraus für 1 qmm des Gelenkquerschnittes eine Leistung von $98,2 \text{ g}$ ($49,1 \text{ g}$) oder von $9,5$ ($4,75$) Atmosphären.²⁾

1) Vgl. PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 112.

2) Über einen Versuch mit dem Endblatt von *Trifolium pratense* vgl. PFEFFER l. c. 1875, S. 110.

Die hier behandelten Bewegungsvorgänge werden sämtlich durch entsprechende Veränderungen der Gewebespannungsverhältnisse in den Gelenken erzeugt. Da nun auch bei anderen Objekten die Intensität der Gewebespannung 15 Atmosphären erreicht und überschreitet¹⁾, so ist es nicht auffallend, daß in den Variationsgelenken ebenfalls hohe Spannungen bestehen und daß bei den Bewegungsbestrebungen gegen eine Widerlage Druckleistungen bis zu 10 Atmosphären entwickelt werden. Auch die Spannungen in den Variationsgelenken werden ja zunächst durch die ungleichen Wachstumsbestrebungen der miteinander verketteten Gewebekomplexe hergestellt. Ebenso vermögen wachsende Organe gegen eine ihnen entgegentretende Widerlage Druckleistungen zu vollbringen, für die Werte bis zu 25 Atmosphären gefunden wurden.²⁾ Das gilt z. B. ebenfalls für die nach geotropischer Krümmung strebenden wachsenden Organe, bei denen MEISCHKE³⁾ für den Stengel von *Polygonum sachalinense* eine Druckentwicklung bis zu 44 Atmosphären (455 g für 1 qmm), für den Knoten von *Zea Mays* von 90 Atmosphären (929 g für 1 qmm), für den Knoten von *Saccharum officinarum* sogar von 142 Atmosphären (1468 g für 1 qmm) ermittelte.

Da zur Erzielung so ungemein hoher Leistungen, die zur Verfügung stehende Turgorenergie nicht ausreicht (zur Erzeugung eines osmotischen Druckes von 90 Atm. wäre ungefähr eine 26-proz., für einen Druck von 142 Atm. eine ca. 42-proz. Lösung von Kaliumnitrat nötig), so wird in solchen Fällen die aktive Wachstumsenergie der Zellwand entscheidend mitwirken müssen.⁴⁾ Dagegen genügt die Turgorenergie, um diejenigen Druckleistungen zu vollbringen, welche bei den Schlafbewegungen von den nach Einkrümmung strebenden Gelenken gegen eine Widerlage entwickelt werden. Denn die Turgorenergie in den Zellen der Va-

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 70.

2) PFEFFER, ebenda, S. 145, 891; Druck- und Arbeitsleistungen 1893, S. 264, 420.

3) MEISCHKE, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, S. 357—360. — Die von mir (l. c. 1893, S. 395) beobachteten Druckleistungen fielen nicht so hoch aus. — Zu beachten ist, daß bei den wachsenden Organen die ganze Querschnittfläche gleichsinnig arbeitet, die neutrale Achse also mehr oder weniger mit der konkav werdenden Flanke zusammenfällt.

4) PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 27, 144, 891; Druck- und Arbeitsleistungen 1893, S. 425, 430.

riationsgelenke ist bei *Phaseolus vulgaris* ungefähr der osmotischen Leistung einer 4,5—5-proz., bei *Mimosa pudica* der einer 3—6-proz. Lösung von Kaliumnitrat äquivalent¹⁾, also Lösungen, denen eine osmotische Leistung von ca. 10,5—21 Atmosphären zukommt.

Die hier behandelten Bewegungsvorgänge müssen sachgemäß zuerst auf die zunächst maßgebenden Faktoren, also auf die relative Änderung der Expansionsenergie in den antagonistischen Gelenkhälften zurückgeführt werden und es ist dann eine weitere Aufgabe der Forschung, das Zustandekommen dieser Expansionsänderungen aufzuklären.²⁾ In bezug auf diese Expansionsänderungen kam ich in meinen früheren Studien zu den schon S. 256 gekennzeichneten Schlußfolgerungen, deren volle Berechtigung mir indes auf Grund anderweitiger Erfahrungen zweifelhaft geworden ist. Da ich aber neuerdings zureichende Studien nicht anstellte, so vermag ich in diesen Fragen keine bestimmte Entscheidung zu treffen. Immerhin glaube ich einen kurzen Hinblick hier geben zu sollen, weil dadurch die Sachlage etwas geklärt und weil vielleicht zu weiteren Studien angeregt wird. Wenn ich mich dabei tunlichst kurz fasse und mich dabei, unter Vernachlässigung alles Nebensächlichen, im wesentlichen auf Andeutungen beschränke, so darf ich doch wohl annehmen, daß, wenigstens bei einsichtsvollen Forschern, keine Veranlassung zu Mißverständnissen gegeben wird.

Unter Hinweis auf S. 256 und die Behandlung des Gegenstandes in meiner Physiologie (Bd. II, S. 522), sei hier nochmals daran erinnert, daß die auf Grund der Veränderung, bzw. des Konstantbleibens der Biegungsfähigkeit, sowie auf Grund des Verhaltens der einseitig operierten Gelenke gezogenen Schlüsse in bezug auf die Schlafbewegungen auf folgendes hinauslaufen. Bei dem Übergang in die Nachtstellung nimmt die Expansionsenergie zunächst in der konvex werdenden Gelenkhälfte, späterhin aber auch in der konkav gewordenen Hälfte zu. Hierdurch, in Verbindung mit einem Rückgang der Spannungsintensität in der antagonistischen Gelenkhälfte, kommt der auch im Dunkeln sich voll-

1) KERSTAN, Cohn's Beiträge z. Biolog. d. Pflanzen 1909, Bd. 9, S. 200, 205. Der Turgorwert in dem Gelenk der Grasknoten kann bis zu 12 Proz. Kaliumnitrat steigen (ebenda S. 183).

2) PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 112. — Vgl. auch PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 1, S. 4.

ziehende Rückgang der Bewegung zustande, bei dem sich die Biegungsfähigkeit nicht ändert, während sie bei dem Übergang in die Nachtstellung abnimmt (die Elastizität also zunimmt). Durch die Wirkung der Tagesbeleuchtung wird aber eine Zunahme der Biegungsfähigkeit erzielt. Mit diesen Schlußfolgerungen konnte das Verhalten, wenigstens der in einer bestimmten Weise einseitig operierten Gelenke in Einklang gebracht werden, wie hier nicht weiter gezeigt werden soll.¹⁾ Dagegen trat während der Ausführung der autonomen Bewegungen keine merkliche Veränderung der Biegungsfähigkeit ein und hieraus wurde geschlossen, daß diese Bewegungen durch eine entgegengesetzt gerichtete Veränderung der Expansionsenergie in den antagonistischen Gelenkhälften erzielt werden.

In dem letztgenannten Fall wird also zur Erzeugung einer bestimmten Bewegungsamplitude und Druckwirkung in der einzelnen Gelenkhälfte nur die Hälfte derjenigen Energiemenge nötig sein, die entwickelt werden müßte, wenn sich nur eine der beiden Gelenkhälften aktiv betätigte. In dieser aktiven Gelenkhälfte wird aber die Spannungsintensität einen noch höheren Wert erreichen müssen, wenn die Zunahme der Expansionsenergie in der antagonistischen Hälfte schon während der Überführung in die Nachtstellung beginnt.

Analoge Verhältnisse bestehen bei den durch Wachstum vermittelten Krümmungen insofern, als bei dem Übergang in die Schlafstellung, bei den freien und bei den an der Ausführung der Bewegung gehemmten Organen, zunächst (an Stelle der elastischen Expansionszunahme) eine Wachstumszunahme in der einen Flanke eintritt. Weiterhin beginnt dann eine ähnliche Wachstumsbeschleunigung in der antagonistischen Flanke, durch die das Organ wieder mehr oder minder in die Ausgangslage zurückgeführt wird.²⁾ Aus solchen Vergleichen kann indes kein maßgebender Schluß auf die Variationsbewegungen gezogen werden, bei denen ohnehin eine andersartige mechanische Vermittlung tätig ist. Wohl aber ist

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 527, und die dort zitierte Literatur; WIEDERSHEIM, Jahrb. d. wiss. Bot. 1904, Bd. 40, S. 257. Analoge Resultate erhielt neuerdings LEPESCHKIN, Beihefte z. botan. Zentralblatt 1909, Bd. 24, S. 309, 336, 354.

2) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 513; WIEDERSHEIM, Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 40, S. 231.

in bezug auf diese die hauptsächliche Basis für meine früheren Schlußfolgerungen verschoben, wenn die Ausführung der Schlafbewegungen auch ohne die Variation der Biegungsfähigkeit möglich ist.

Letzteres habe ich nun tatsächlich bei den Primärblättern von *Phaseolus vitellinus* in einer Anzahl neuerdings angestellter Versuche beobachtet, bei denen sich die Pflanzen im Zimmer oder in dem nach Norden gelegenen Gewächshaus bei einer mäßig hellen Beleuchtung befanden, die aber ausreichte, um zu bewirken, daß die Schlafbewegungen dauernd und mit voller Amplitude ausgeführt wurden. Unter diesen Umständen, und ebenso bei dem Verdunkeln während der Tageszeit, wurde gewöhnlich keine merkliche oder doch nur eine mäßige Veränderung der Biegungsfähigkeit beobachtet¹⁾, die sich zudem nicht an allen Tagen einzustellen pflegte. Unter denselben Bedingungen wurde ein ähnliches Resultat mit dem Endblatt des Fiederblattes von *Desmodium gyrans* erhalten. Wenn aber die Ausführung der Schlafbewegungen ohne eine Veränderung der Biegungsfähigkeit möglich ist, so folgt, daß

1) Das gilt insbesondere auch für die im Zimmer ausgeführten Versuche, bei denen zum Teil während eines Tages die Temperatur nur wenig schwankte. — Über den Einfluß der Temperatur auf die Biegungsfähigkeit siehe KOSANIN, Einfluß von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter 1905, S. 11, 47, 52. — Zur Bestimmung der Biegungsfähigkeit wurde sowohl die BRÜCKESCHE als auch die SCHWENDENERSCHE Methode angewandt (vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 378), doch möchte ich der schneller ausführbaren und ebenso genauen BRÜCKESCHEN Methode den Vorzug geben. Ich pflege die Pflanze in der üblichen Weise (S. 166) zu bandagieren und dann den Gradbogen mit Hilfe eines dicken Zinkstreifens festzuhalten, der auf den Topf mittels eines Gipsgusses fixiert wird. Das Festhalten des Gradbogens geschieht durch eine Klemmschraube, die durch je einen in dem Zinkstreifen und im Gradbogen befindlichen Schlitz geführt ist, wodurch die letzte exakte Einstellung des Mittelpunktes des Gradbogens auf die Gelenkmitte ermöglicht wird. Um das bequem ausführen zu können, wird zwischen den beiden Enden des halbkreisförmigen Gradbogens, also in Richtung des Durchmessers dieses, ein dünner schwarzer Faden ausgespannt, an dem der Krümmungsmittelpunkt durch einen weißen Farbenpunkt markiert wird. (Über die Herstellung von Gradbogen vgl. S. 222 Anm.) Den Faden befestige ich an der einen Seite des Gradbogens mit Siegellack, an der anderen mit Klebwachs, so daß er nach der Einstellung beiseite geschoben und jederzeit wieder in die Einstellungslage gebracht werden kann. Da die Gleichgewichtslage nur langsam erreicht wird (vgl. S. 246), so muß man immer in derselben Weise, also z. B. 2 Minuten nach der Umkehrung ablesen. Wenn man ferner bei dem Umkehren stets in derselben Weise verfährt, sowie Erschütterungen durch Auflegen des Topfes auf eine Unterlage vermeidet, so erhält man bei den aufeinanderfolgenden Umdrehungen sehr gut übereinstimmende Resultate.

das Auftreten einer solchen Veränderung¹⁾ entweder durch spezifische oder individuelle Differenzen oder durch andere Verhältnisse (bzw. Kombinationen) herbeigeführt sein muß. Sollte das richtig sein, so würden also die Schlafbewegungen, analog wie die autonomen Bewegungen, durch entgegengesetzt gerichtete Veränderungen der Expansionsbestrebungen in den antagonistischen Gelenkhälften zustande kommen können. Da aber die bis dahin ausgeführten Untersuchungen zur endgültigen Entscheidung der Frage nicht ausreichen, so will ich auch nicht eine Diskussion der verschiedenen Faktoren anstellen, die eine Modifikation der Bieungsfähigkeit herbeiführen können, und die in manchen Fällen die beobachtete Veränderung verursacht haben dürften.

Auch soll hier nicht erörtert werden, daß und warum gewisse Erfahrungen, die bei meinen erneuten Untersuchungen über die Schlafbewegungen (l. c. 1907, S. 409) gewonnen wurden, vermuten lassen, daß mit der Ausführung der Schlafbewegungen an sich eine Veränderung der Bieungsfähigkeit nicht verknüpft sein muß. Ferner sei nur beiläufig darauf hingewiesen, daß bei der Behandlung dieser Fragen vielleicht die noch zu erwähnende Tatsache wichtig werden kann, daß die Schlafbewegungen des Blattes von *Phaseolus* auch dann fortdauern, wenn das Gelenk verdunkelt, also nur die Lamina dem Beleuchtungswechsel unterworfen ist.

Von wesentlicher Bedeutung ist aber die Vergleichung der Bieungsfähigkeit und der Druckentwicklung gegen eine Widerlage bei den Schlafbewegungen und den durch einen Stoß ausgelösten Bewegungen des Hauptblattstiels von *Mimosa pudica*. Denn bei der Stoßreizung handelt es sich nur um eine Erschlaffung in der unteren Gelenkhälfte, durch welche die (nach BRÜCKES Methode gemessene) Bieungsfähigkeit um das 2—3fache vergrößert wird²⁾, während die, infolge der ausgelösten Bewegungsbestrebung gegen

1) Vgl. PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 88. Außerdem wurde Zunahme der Bieungsfähigkeit am Abend z. B. beobachtet von WIEDERSHEIM, Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 40, S. 275; KERSTAN, Cohns Beiträge z. Biologie d. Pflanzen 1909, Bd. 9, S. 197; LEPESCHKIN, Beihefte z. Botan. Zentralblatt 1909, Bd. 24, S. 310, 314. — Die von SCHWENDENER 1897 (Gesammelte Botan. Mitteilungen Bd. 2, S. 236) mit *Mimosa pudica* angestellten Versuche sind deshalb nicht maßgebend, weil chloroformiert wurde, wodurch die Bieungsfähigkeit vermindert wird. Vgl. KOSANIN l. c., S. 57.

2) PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 452. — *Mimosa Speggazzinii* verhält sich ebenso. BRUNN, Cohns Beiträge z. Biologie d. Pflanzen 1909, Bd. 9, S. 326.

eine Widerlage entwickelte Druckleistung im allgemeinen etwas geringer ausfällt, als bei den Schlafbewegungen (S. 263). Sofern diese also ebenfalls nur durch die Veränderung der Spannungsintensität in einer der beiden Gelenkhälften erzielt würden, müßte man erwarten, daß mindestens eine ähnliche Zunahme, bzw. Abnahme der Biegungsfähigkeit einträte wie bei der Stoßreizung. Da das aber nicht nötig ist, da ich vielmehr in Versuchen, die bei mäßiger Beleuchtung angestellt wurden, am Abend nur eine geringe Abnahme der Biegungsfähigkeit (Zunahme der Elastizität) fand, so spricht das auch dafür, daß zur Erzielung der Schlafbewegungen von *Mimosa* im wesentlichen eine entgegengesetzte Veränderung der Expansionsenergie in den antagonistischen Gelenkhälften entscheidend sein dürfte.

Übrigens ist bis dahin noch niemals klar gelegt worden, ob und in wie weit mit einer jeden Veränderung der Spannungsintensität in den Geweben eine Modifikation der Biegungsfähigkeit verknüpft sein muß. Ein solcher Zusammenhang ist allerdings bei Schwankungen der Turgorenergie, sowohl für die einzelne Zelle, als auch für die Gewebekomplexe anzunehmen. Somit wird bei derartigen Modifikationen eine Konstanz der Biegungsfähigkeit nur bei Kompensationen, also z. B. dann zu erwarten sein, wenn sich die Turgorenergie in den antagonistischen Gewebekomplexen im entgegengesetzten Sinn ändert. Jedoch besteht bei Geweben aus verschiedenen Gründen kein einfacher Zusammenhang zwischen der Größe der Veränderung der Turgorenergie und der Biegungsfähigkeit, die natürlich in jedem Falle auch von der Beschaffenheit der Zellwandungen und mancherlei Faktoren abhängt.¹⁾

Daß aber eine Verschiebung der Spannungsintensität nicht unter allen Umständen eine wesentliche Modifikation der Biegungsfähigkeit herbeiführen muß, soll hier ganz elementar, also ohne jede nähere physikalische Behandlung, im Anschluß an das S. 257 benutzte Gelenkmodell, veranschaulicht werden. Befindet sich zu beiden Seiten des Stahlbandes, das die neutrale Achse vorstellt, je ein gleichartiger Kautschukstreifen, so kann man die Spannungsintensität in dem Modell u. a. dadurch erhöhen, daß man jeden dieser Streifen durch einen längeren Streifen von dem bisherigen Querschnitt ersetzt. Da aber innerhalb der zulässigen Grenzen

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 63.

Verlängerung und Kompression der wirkenden Kraft proportional sind, so wird durch die besagte Spannungserhöhung (für kleine Ausbiegungen) der Pfeil der Biegung, also die Biegungsfähigkeit kaum modifiziert (tatsächlich findet eine ganz geringe Veränderung statt). Dagegen muß sich die Biegungsfähigkeit ändern, wenn in das Modell ein Kautschukstreifen von gleicher Länge aber anderem Querschnitt, oder ein Streifen von gleichem Querschnitt aber anderem Material eingesetzt wird, dem ein verschiedener Elastizitätsmodulus zukommt.

Unter bestimmten Voraussetzungen kann auch in Geweben eine Änderung der Spannungsintensität ohne eine merkliche Modifikation der Biegungsfähigkeit z. B. dann eintreten, wenn die konstant bleibende Turgorenergie durch entsprechendes Wachstum der (denselben Elastizitätsmodulus bewahrenden) Haut gegen die Widerlage gelenkt wird.¹⁾ Auch sind Modalitäten denkbar, bei denen dasselbe bei dem ausgewachsenen Bewegungsgelenk durch eine reversible Änderung der elastischen Dehnbarkeit der Haut erreicht werden kann.

Wenn man es auch als wahrscheinlich ansehen wird, daß die Expansionsänderungen in den Gelenken durch Variation des Zell-turgors (der osmotischen Spannung) erzielt werden, so muß man doch zugestehen, daß auch andere Modalitäten möglich sind.²⁾ Tatsächlich sind diese Probleme noch nicht aufgeklärt, und die folgenden kurzen Erörterungen sind nur angestellt, um zu zeigen, daß die Angelegenheit auch nicht durch die an sich wichtigen Beobachtungen LEPESCHKINS³⁾ erledigt ist, nach denen die Durchlässigkeit des Protoplasmas (der Plasmahaut) bei Belichtung zunimmt, bei Verdunklung abnimmt.

Daß die höchste osmotische Leistung zustande kommt, wenn der gelöste Stoff nicht exosmiert, daß also der osmotische Druck mit Zunahme des Stoffaustritts abnimmt, wurde in meinen Os-

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 144, 891.

2) PFEFFER, ebenda, S. 375, 528; Zur Kenntnis d. Plasmahaut u. d. Vakuolen 1890, S. 322.

3) LEPESCHKIN, Beihefte z. Botan. Zentralblatt 1909, Bd. 24, S. 329; Berichte d. Botan. Gesellschaft 1909, S. 129; 1908, S. 198, 231, 725. Daß eine solche Reaktion allgemein auftritt, wurde namentlich von TRÖNDLE (Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. 48, S. 171) gezeigt. Über Permeabilitätsänderung des Protoplasten vgl. auch CZAPEK, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1910, S. 147, 159, 480.

motischen Untersuchungen¹⁾ erwiesen. Falls der exosmierende Stoff in der Umgebung der Zelle verbleibt, schreitet die Exosmose natürlich nur bis zur Herstellung des Gleichgewichtszustandes fort. Sofern also die verhältnismäßig geringe Menge der Imbibitionsflüssigkeit der Zellhaut (wie es bei den in Luft befindlichen Zellen der Fall ist), die Gesamtmenge des außerhalb des Protoplasten befindlichen Wassers vorstellt, kann es sich ereignen, daß eine sehr ansehnliche Abnahme der Turgorspannung schon bei Ausgabe einer Stoffmenge herbeigeführt wird, durch welche die Konzentration in dem relativ ansehnlichen Volumen des Zellinhalts nur wenig verringert wird. Unter solchen Umständen könnte also (analog wie bei Zuführung einer Salzlösung von außen) eine sehr erhebliche Senkung der Turgorspannung ohne wesentliche Verringerung des plasmolytischen Wertes des Zellinhaltes zustande kommen.²⁾

Durch die Zunahme der Permeabilität kann natürlich die Exosmose von Stoffen eingeleitet oder beschleunigt werden. Dagegen kann allein durch die Abnahme der Permeabilität nicht eine Zunahme der osmotisch wirksamen Substanz in der Zelle bewirkt werden. Falls also die Schlafbewegungen auf Turgorschwankungen beruhen, ist es wohl möglich, daß die Steigerung der Permeabilität diejenige Einzelfunktion ist, durch welche speziell die Verminderung der Turgorspannung herbeigeführt wird. Außerdem bedarf es aber, was LEPESCHKIN nicht erwähnt, des Mitwirkens anderweitiger Prozesse, um wiederum die nötigen Potentialdifferenzen herzustellen und zu unterhalten, also um die Bedingungen dafür zu schaffen, daß bei periodischer Veränderung der Permeabilität ein rhythmischer Wechsel der Turgorspannung erzielt werden kann.

In prinzipieller Hinsicht ist es dabei einerlei, ob das besagte

1) Vgl. PFEFFER, Osmotische Untersuchungen 1877, Vorwort. — Siehe auch TAMMAN, Zeitschrift f. physikal. Chemie 1892, Bd. 9, S. 97; VAN'T HOFF, ebenda Bd. 9, S. 477. — Bei einer semipermeablen Haut hat aber die größere oder geringere Durchlässigkeit (Filtrationsschnelligkeit) für Wasser keinen Einfluß auf die Druckhöhe. PFEFFER, Plasmahaut und Vacuolen 1890, S. 302.

2) HILBURG (Untersuch. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1881, Bd. I, S. 23), sowie LEPESCHKIN (Bericht d. botan. Gesellschaft 1908, S. 728) fanden bei den in Tag- und Nachtstellung befindlichen Blättern denselben plasmolytischen Wert, während derselbe von KERSTAN (Cohns Beiträge z. Biologie 1909, Bd. 9, S. 200) in der Nachtstellung bei *Phaseolus* erhöht gefunden wurde. — Der plasmolytische Wert zeigt natürlich nicht die Turgorspannung im intakten Organ an, die sich als Differenz der osmotischen Leistung des Zellinhalts und der außerhalb der Protoplasten befindlichen Lösung ergibt.

Ziel durch Wiederaufnahme der exosmierten Stoffe¹⁾, oder durch Neubildung der osmotisch wirksamen Substanz, oder auf andere Weise erreicht wird und ob auch diese Vorgänge durch den Lichtwechsel veranlaßt werden, oder ob dieselben selbstregulatorisch einsetzen. Es wäre also z. B. denkbar, daß durch die Beleuchtung auch die reversible Spaltung eines Stoffes verursacht oder gesteigert und so bewirkt wird, daß nach der Verdunkelung, infolge der Wiederherstellung des früheren Zustandes, die Rückwanderung der exosmierten Stoffe in die Zelle eintritt. Jedoch könnte z. B. auch der fragliche Stoff dauernd produziert und so erzielt werden, daß als Resultante aus dieser konstanten Produktion und der veränderlichen Permeabilität die osmotisch wirksame Masse in der Zelle mit der Beleuchtung abnimmt. Übrigens kommen hier alle Modalitäten in Betracht, die bei Diosmose und Speicherung eine Rolle spielen, und es ist also auch zulässig, daß eine aktive Beförderungstätigkeit von seiten des lebendigen Protoplasten mitwirkt. Ferner ist es prinzipiell ohne Belang, ob die Prozesse langsam oder schnell verlaufen, wie es z. B. bei der Stoßreizung von *Mimosa* der Fall ist, bei der in kurzer Zeit die regulatorische Wiederherstellung des Turgors vollbracht wird.

Natürlich ist es auch möglich, daß von einem in höherer Konzentration von außen herantretenden Stoff ein entsprechendes Quantum in die Zelle diosmiert, oder daß durch die Entfernung der in der Zellhaut vorhandenen gelösten Stoffe die Turgorspannung gesteigert wird. Beachtet man, daß eben dann durch diese Vorgänge die nötigen Potentialdifferenzen geschaffen werden, so ist es auch klar, daß durch die von den Zellen ausgegebenen Stoffe wohl die Turgorspannung in benachbarten oder fernereren Geweben beeinflußt, daß aber durch eine solche Exosmose allein nicht eine dauernde rhythmische Wiederholung des Turgorwechsels verursacht werden kann.²⁾

Diese Erwägungen mit allen Konsequenzen gelten ebenso, wenn etwa ein Gewebekomplex semipermeabel gegen die Um-

1) Wenn, wie LEPESCHKIN (Bericht d. Botan. Gesellsch. 1908, S. 236) angibt, aus den Gelenkzellen wesentlich anorganische Salze austreten, müßte durch Entfernen dieser Salze die Wiederaufnahme und Wiederherstellung des Turgors verhindert werden können.

2) Vgl. KERSTAN l. c., S. 190; LEPESCHKIN, Beiheft z. Botan. Zentralblatt 1909, Bd. 24, S. 353, 356, Berichte d. Botan. Gesellsch. 1908, S. 732.

gebung abgeschlossen ist, wie es LEPESCHKIN, wenigstens nach den Auseinandersetzungen an einer Stelle¹⁾, anzunehmen scheint. Denn wenn auf diese Weise die weitere Wegführung der exosmierten Stoffe vermieden wird, so ist doch die Rückwanderung der exosmierten Stoffe in die einzelnen Zellen unerläßlich, um immer wieder die Bedingungen für die rhythmische Wiederholung der Steigerung der Exosmose zu schaffen.

Wie schon gesagt, erscheint es möglich, daß speziell die Abnahme der Expansionsenergie in den Gelenken durch eine Änderung der Permeabilität der Protoplasten erzielt wird. Ob das tatsächlich in dieser Weise geschieht, das ist nicht erwiesen. Zudem müßte auch aufgeklärt werden, wie es kommt, daß die Spannungsänderungen in den antagonistischen Gelenkhälften ungleichartig und anscheinend nicht gleichsinnig verlaufen, wobei zu beachten ist, daß der Reaktionsverlauf, entgegen der Ansicht LEPESCHKINS, von der Realisierung der Einkrümmung des Gelenks unabhängig ist (S. 206). Übrigens ist es auch nicht ausgeschlossen, daß die von LEPESCHKIN beobachtete Stoffausgabe teilweise dadurch verursacht worden waren, daß durch die in der Zelle sich abspielenden Prozesse diosmierende Körper geschaffen wurden.²⁾ Wie dem auch sei, jedenfalls gehören die von LEPESCHKIN beobachteten und angenommenen Vorgänge als Spezialfall zu den verschiedenartigen Faktoren, die als Ursachen der Turgoränderung in Betracht zu ziehen sind, Faktoren, auf die von mir in prinzipieller Hinsicht wiederholt, unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Gesamtregulation, hingewiesen wurde.³⁾

1) LEPESCHKIN, Berichte d. Botan. Gesellschaft 1908, S. 728. — Daß wenigstens ein solcher Abschluß für Lithiumsalze nicht besteht, ergibt sich daraus, daß sehr bald Lithium spektroskopisch in dem Gelenkparenchym nachzuweisen ist, wenn der Stiel des Primärblattes von *Phaseolus* in eine 1 prozentige Lösung von Lithiumnitrat gestellt wird. Übrigens kann es sehr wohl Zellwandungen mit besonderen semipermeablen Eigenschaften geben. Solche sind u. a. von A. J. BROWN (Proceedings of the Royal Society 1909, Ser. B, Bd. 81, S. 82; Annals of Botany 1907, Bd. 21, S. 79) für die Samenschale von *Hordeum* nachgewiesen worden.

2) LEPESCHKIN (Berichte d. Botan. Gesellsch. 1909, S. 130 Anmerk.) weist nur beiläufig darauf hin, daß die Ausgiebigkeit des beobachteten Stoffaustausches möglicherweise, außer von der Permeabilitätsänderung der Zellhaut, auch von anderen Ursachen abhängen könne.

3) PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 376.

Kapitel VII.

Anhang. — Bemerkungen zur Entstehung der tagesperiodischen Bewegungen.

Bei unseren Studien hatten wir mit den tatsächlich vorhandenen Bewegungen und Bewegungsbestrebungen zu rechnen und es war deshalb nicht nötig, die Kausalität der nyktinastischen und anderer Bewegungen zu behandeln. Diese Fragen würde ich auch an dieser Stelle gar nicht berühren, wenn ich mir nicht sagen müßte, daß es nützlich sein dürfte, auf einige neuerdings gewonnene Erfahrungen hinzuweisen, weil ich nicht weiß, ob es mir möglich sein wird, diese Untersuchungen weiter auszudehnen und zu vertiefen. Unter solchen Umständen wird man es aber begreiflich finden, daß ich hier, wo es sich nur um eine beiläufige Mitteilung handelt, Nebensächliches nicht berühre und eine nähere Diskussion der Probleme unterlasse.

In der Hauptsache dreht es sich um die Tatsache, daß die Blätter von *Phaseolus vitellinus*, die im Dunkeln bald starr werden, die Reaktionsfähigkeit bewahren und die Schlafbewegungen fortsetzen, wenn das Gelenk verdunkelt, die Lamina aber beleuchtet ist.

Zur Herstellung der Verdunkelung wurde schwarz gefärbte Watte derart um das Gelenk, sowie um den Basalteil der Lamina und den Apikalteil des Blattstiels gelegt, daß dieselbe eine allseitig geschlossene, genügend dicke und lockere Hülle bildete. Der Anschluß der Watte an den Blattstiel wurde durch Umwickeln mit einem Faden, der dichte Anschluß an die Lamina aber dadurch erreicht, daß an einigen Stellen (10—15 mm vom Gelenk entfernt) Fäden mittelst einer Nadel so durch Watte und Lamina gezogen wurden, daß bei Anziehen der Fadenschlingen die Watte sowohl gegen die Oberseite und die Unterseite der Lamina als auch gegen den Blattrand gepreßt wurde. Im übrigen wurde

die Pflanze in der üblichen Weise bandagiert.¹⁾ Sollten die Bewegungen registriert werden, so wurde außerdem (auf der Blattoberseite) ein Stückchen schwarzes Papier auf die Watte gelegt und durch zwei Fadenschlingen so fixiert, daß es etwas über die Watte hervorstand und eine (etwa 10—15 mm von der Lamina abstehende) Kante bildete, an die sich der zum Schreibhebel führende Verbindungsfaden beim Senken des Blattes in analoger Weise anlegte, wie an die sonst angebrachte Glaskapillare (vgl. l. c. 1907, S. 267, 278).

Zur Kontrolle wurde zwischen Gelenk und Watte ein kleines Stückchen des in WYNNE'S Expositionsmesser benutzten Papiers gelegt, das sich bei guter Bandagierung und genügender Dicke der Watteschicht (während die Pflanzen im Nordhaus oder im Nordfenster oder in künstlicher Beleuchtung verweilten) sogar im Laufe von 4—5 Wochen nicht oder nur eben merklich färbte. Da aber bei solchen Beleuchtungen eine deutliche Färbung des unbedeckten Papiers schon in $1\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ Minuten eintrat und da sich das Papier in einem matten Licht, in dem Phaseolus in einigen Tagen starr wurde, in einer Stunde deutlich färbte, so ergibt sich, daß auf die besagte Weise ein weitgehender und praktisch ausreichender Lichtabschluß erreicht werden kann.

Das Blatt mit dem in solcher Weise verdunkelten Gelenk setzt seine Schlafbewegungen oft 4—5 Wochen fort, d. h. öfters ebenso lang oder beinahe so lang fort, als das opponierte, unverdunkelte Primärblatt. Somit wird, wenn außer dem Gelenk etwa noch 5 qcm des Basalteils der Lamina verdunkelt sind, der Eintritt der Dunkelstarre vermieden, die sich bei der im Dunkeln aufgestellten Pflanze von Phaseolus schon in 2—4 Tagen einzustellen pflegt.²⁾ Diese Starre tritt aber ebenfalls in einigen Tagen ein, wenn der Zutritt des Lichts zu dem nicht bandagierten Teil der Lamina dadurch gedämpft wird, daß dieser Laminarteil mit schwarzem Seidenpapier umhüllt wird. Doch kehren die Schlafbewegungen dann bald zurück, wenn das Seidenpapier sogleich nach dem Aufhören der Bewegungen entfernt wird.

Durch die Wechselwirkung mit der beleuchteten Lamina wird also in dem verdunkelten Gelenk der Eintritt der Starre ver-

1) PFEFFER, Entstehung der Schlafbewegungen 1907, S. 270.

2) PFEFFER, l. c. 1907, S. 345.

mieden, die überhaupt nur als eine Folge von den nach der Lichtentziehung sich einstellenden abnormen Verhältnissen anzusehen ist.¹⁾ Ob bei alleiniger Verdunkelung des Gelenks die Erhaltung der Bewegungsfähigkeit durch die Fortdauer der Zufuhr der Assimilate, durch die Inanspruchnahme für die Stoffwanderung oder durch andere Faktoren und Kombinationen bedingt ist, muß dahingestellt bleiben. Übrigens wurde von Jost²⁾ beobachtet, daß auch bei totaler Verdunkelung die Blätter von *Phaseolus*, *Mimosa* usw. ihre Bewegungsfähigkeit bewahren können, wenn sie unter besonderen Bedingungen bei Lichtabschluß zu weitgehender Entwicklung gebracht werden.

Ähnlich wie *Phaseolus* scheinen sich die Blätter von *Flemingia congesta* zu verhalten, während sich bei Verdunkelung des Primär-gelenks am Hauptblattstiel von *Mimosa Speggazzinii* nach längerer Zeit Starre des Gelenks einstellt, die freilich langsamer einzutreten pflegt, als bei den in das Dunkle gebrachten Pflanzen. Wird dann die Watteumhüllung bald nach dem Eintreten der Starre entfernt, so kehren Stoßreizbarkeit und Schlafätigkeit zurück. Jedoch bringen es die den Verhältnissen anzupassende Bandagierung, sowie die (infolge der geringeren Größe) absolut schwächere Energieentwicklung mit sich, daß bei zureichender Umhüllung des Gelenks, die Stoßreizungsbewegungen und die Schlafbewegungen gewöhnlich nicht die volle Amplitude erreichen, weil die Watte hier eine in das Gewicht fallende mechanische Hemmung ausübt. Aus derartigen Gründen dürfte die Methodik, welche bei *Phaseolus* zu guten Resultaten führte, nicht so gut bei kleinen Blättern und Blättchen verwendbar sein.

Bei den Primärblättern, sowie auch bei den gedrehten Blättern von *Phaseolus vitellinus* werden aber, wie schon bemerkt, nach dem Verdunkeln des Gelenks die Schlafbewegungen in schönster Weise und derart fortgesetzt, daß das Blatt in vielen Fällen in der Nachtstellung die Vertikallage erreicht. Wenn diese Senkung nicht immer ganz so weit geht wie bei dem opponierten Primär-

1) PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, S. 64; Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 532; JOST, Jahrb. f. wiss. Botanik 1895, Bd. 27, S. 457. — Bei *Mimosa* vermögen die Wechselwirkungen nur zu bewirken, daß der Eintritt der Dunkelstarre hinausgeschoben wird.

2) JOST, Jahrb. f. wiss. Botanik 1895, Bd. 27, S. 411; 1898, Bd. 31, S. 377; Botan. Zeitung 1897, S. 17.

blatt, so ist dieses schon dadurch verständlich, daß mit dem Einkrümmen des Gelenks die Wattehülle komprimiert und somit der dem Blatt entgegentretende Widerstand gesteigert wird. Demgemäß wird die abendliche Blattsenkung ansehnlicher vermindert, wenn man zu dick und zu fest mit Watte unwickelt, oder wenn man eine zu dicke Watteschicht auf der Unterseite des Gelenks anbringt. Außerdem mögen wohl in erster Linie inäquale Hemmungen bewirkt haben, daß in vereinzeltten Fällen das bandagierte Blatt die Neigung zu Drehungen und Wendungen zeigte. Ein derartiges Blatt wurde dann ausgeschaltet und insbesondere wurden bei den Registrierungen und bei den Versuchen in künstlicher Beleuchtung nur solche Blätter benutzt, die ihre Bewegungen normal, also auch in der Vertikalebene ausführten.

Bei den Versuchen, die mit einer größeren Zahl von Blättern im Nordhaus und mit einer kleineren Anzahl im Nordfenster angestellt wurden, ergab sich durchweg, daß die Schlafbewegungen bei den Blättern mit umhüllten Gelenk in ähnlicher Weise verliefen, wie bei dem unverdunkelten Primärblatt. Demgemäß erfuhren die Schlafbewegungen bei beiden mit dem Altern eine allmähliche Verringerung der Amplitude, die sich entweder gleichzeitig bei beiden Primärblättern oder zuweilen etwas früher bei dem Blatte mit dem umhüllten Gelenk bemerklich machte. Somit kam es vor, daß die Schlafbewegungen auch von dem verdunkelten Gelenk während 4—5 Wochen mit großer Amplitude fortgesetzt wurden. Analoge Resultate wurden auch mit den gedrehten Blättern von *Phaseolus vitellinus*, sowie mit den Primärblättern von *Phaseolus vulgaris* Tausend für Eine erhalten.

Während man bei diesen Versuchen die Blattlage morgens, mittags und abends mit Hilfe eines Winkelmaßes (S. 222 Anmerk.) bestimmte, wurden in anderen Experimenten die Bewegungen des Primärblattes von *Phaseolus* in der üblichen Weise registriert. Dabei wurden Kurven erhalten, die in der Hauptsache mit denjenigen übereinstimmten, welche die Blätter mit unverhülltem Gelenk lieferten. Die kleinen Abweichungen, auf die wir nicht eingehen, fielen ohnehin derart aus, daß sie vielleicht aus dem Zurücktreten der heliotropischen Reaktionen in dem verhüllten Gelenk erklärt werden können.

Zu einem analogen Resultate führten auch die Registrierversuche, bei denen die Pflanzen in einem 12:12 stündigen künst-

lichen Beleuchtungsrhythmus¹⁾ gehalten wurden. Da hierbei eine fast konstante Temperatur herrschte, so ergibt sich, daß die Fortdauer der Bewegungen im Tageswechsel nicht ein Erfolg der thermonastischen Wirkungen in dem reaktionsfähig bleibenden Gelenk sein kann.²⁾ Dieses war ohnehin schon bei denjenigen Versuchen im Nordfenster ausgeschlossen, bei denen die Temperatur nur wenig schwankte, während in dem Nordhaus allerdings in der Nacht ein erheblicher Temperaturabfall einzutreten pflegte.

Von wesentlicher Bedeutung ist aber, daß die Schlafbewegungstätigkeit der verdunkelten Gelenke in derselben Weise wie bei freien Gelenken, also z. B. um 12 Stunden verschoben wird, wenn die Pflanze während der Nachtzeit beleuchtet und während der Tageszeit verdunkelt wird. Da zu den Gelenken kein Licht gelangt, so ergibt sich, daß die zu den Bewegungen des Gelenks führenden Prozesse von der dem Lichtwechsel ausgesetzten Lamina aus dirigiert werden. Es besteht hier also eine interessante Abhängigkeit und Reizverkettung, deren nähere Erforschung vermutlich wertvolle Anhaltspunkte für die weitere Aufklärung der Schlafbewegungen liefern wird. Bemerkenswert ist, daß die Blätter von *Phaseolus* nach den Beobachtungen von KRABBE³⁾ und von HABERLANDT⁴⁾ bei Verdunkelung des Gelenks nicht mehr heliotropisch reagieren.

Hält man aber die Pflanze in kontinuierlicher Beleuchtung, so wird von den *Phaseolus*blättern mit verdunkeltem Gelenk eine ungefähr tagesperiodische Bewegungstätigkeit fortgesetzt. Dabei wurden in einigen Versuchen sehr regelmäßige Kurven geschrieben, deren Amplitude während der Versuchszeit (8—12 Tage) nicht oder nur wenig abnahm. Wenn in anderen Versuchen die Kurven erhebliche sekundäre Oszillationen zeigten und überhaupt unregelmäßiger ausfielen, so mag das vielleicht zum Teil durch gewisse Drehungsbestrebungen der Blätter verursacht worden sein, die sich dann und wann bemerklich machten. Auch zeigten sich

1) PFEFFER, Entstehung d. Schlafbewegungen 1907, S. 288. Es wurde mit 4 Tantallampen von je 25 Kerzen beleuchtet.

2) Über das thermonastische Verhalten der Gelenke von *Phaseolus* siehe PFEFFER, l. c. 1907, S. 368.

3) KRABBE, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, S. 256.

4) HABERLANDT, Lichtsinnesorgane d. Laubblätter 1905, S. 20. — Ob, wie es HABERLANDT annimmt, wenigstens eine schwache direktive heliotropische Wirkung von der Lamina ausgeht, mag dahingestellt bleiben.

Differenzen darin, daß ein Hin- und Hergang zum Teil in 24 Stunden, zum Teil in etwas kürzerer Zeit ausgeführt wurde, und daß in einzelnen Versuchen eine beinahe den Schlafbewegungen gleichkommende, in anderen Versuchen eine erheblich geringere Bewegungsamplitude erreicht wurde. Da aber die Zeiten der Tag- und Nachtstellung durch den Beleuchtungswechsel bestimmt werden, so kann man bei Einführung eines tagesrhythmischen Beleuchtungswechsels die Zeiten der Erhellung und Verdunkelung so legen, daß die bisherigen Oszillationen fortgesetzt oder zeitlich verschoben werden.

Ein wesentlich anderes Resultat ergibt sich aber, wenn man ein Blatt in Dauerbeleuchtung bringt, dessen Gelenk nicht umhüllt ist, also ebenfalls beleuchtet wird. Denn nun klingen in der früher (l. c. 1907, S. 348, Fig. 22; auch diese Arbeit Fig. 7 u. 8) beschriebenen Weise die tagesrhythmischen Bewegungen aus und es werden fernerhin nur noch autonome Oszillationen von erheblicher Amplitude ausgeführt, die einen Hin- und Hergang in etwa 3 bis 6 Stunden vollenden. Somit wurden, wie es der Versuch ergab, verschiedene Erfolge erhalten, wenn gleichzeitig ein Blatt mit umhülltem und eines mit nicht umhülltem Gelenk in die kontinuierliche Beleuchtung kamen. Damit wird also klar erwiesen, daß die Ursache dieser Differenz allein in dem Beleuchten, bzw. Verdunkeln des Gelenkes und nicht in anderweitigen Versuchsbedingungen zu suchen ist. Unter diesen Umständen halten also diejenigen Bewegungen, die bei Konstanz der Beleuchtung und der übrigen Außenverhältnisse fort dauern, die wir demgemäß als autonome bezeichnen, ein erheblich verschiedenes Zeitmaß ein. Natürlich wird bei Wiedereinführung eines tagesrhythmischen Beleuchtungswechsels sowohl bei dem Blatt mit dem verhüllten, als auch bei dem mit dem unverhüllten Gelenk die übliche Schlafbewegungstätigkeit hergestellt.

Da die gänzlich verdunkelten Blätter schon in 2—4 Tagen bewegungslos werden (S. 275), so läßt sich nicht sagen, wie die Bewegungstätigkeit ausfallen würde, wenn sich keine Starre einstellte. Jedoch dürfte eine Entscheidung dieser Frage wenigstens für diejenigen Blätter und Blättchen von *Phaseolus*, *Albizzia*, *Mimosa* usw. möglich sein, die man, wie Jost (S. 276) zeigte, unter bestimmten Verhältnissen im Dunkeln in einem bewegungsfähigen Zustand erziehen kann.

Analog wie *Phaseolus* führt (bei nicht umhüllten Gelenk) der Hauptblattstiel von *Mimosa Speggazzinii* bei Dauerbeleuchtung ansehnliche autonome Oszillationen von kürzerem Rhythmus aus, während unter denselben Bedingungen die Blättchen von *Albizia lophantha* und *Mimosa Speggazzinii*, nach dem allmählichen Ausklingen der Tagesperiode, eine bestimmte Lage einnehmen, also dann keine nennenswerten Oszillationen zeigen.¹⁾ Wie sich diese und andere Objekte in kontinuierlicher Beleuchtung verhalten, wenn das Gelenk verdunkelt ist, darüber liegen keine Versuche vor. Da aber auch bei diesen Blättern nach der Entziehung des Lichtes, zwar etwas langsamer als bei *Phaseolus*, aber doch in begrenzter Zeit, Starre eintritt, so ist wiederum nichts Sicheres daraus zu folgern, daß im Dunkeln die Tagesbewegungen allmählich ausklingen. Falls dieses Schwinden, wie es scheint, im Dunkeln etwas schneller eintritt, als bei Dauerbeleuchtung¹⁾, so würde sich doch aus diesem Verhalten allein in unseren Fragen kein bestimmter Schluß ziehen lassen. Das gilt auch in bezug auf die vermittels Wachstums sich bewegenden Laubblätter, die z. T. bei Lichtentziehung bald kränkeln, und die sich im Dunkeln nicht normal entwickeln.

Es ist deshalb in verschiedener Hinsicht vorteilhaft, daß viele Blüten eine längere Lichtentziehung vertragen oder sich sogar im Dunkeln völlig entwickeln, während die zumeist kurze Zeit der Aktionsfähigkeit einen Nachteil gegenüber den sehr lange tätigen Variationsgelenken bedeutet. Mit Blüten, und zwar mit denen von *Calendula arvensis* und *Bellis perennis* wurden aber in jüngster Zeit, unter Zuhilfenahme künstlicher Beleuchtung, eingehende Untersuchungen von ROSE STOPPEL²⁾ ausgeführt. Bei diesen ergab sich, daß die im Dunkeln entwickelten und im Dunkeln verbleibenden Blüten von *Calendula* ansehnliche, ungefähr im Tagesrhythmus verlaufende, autonome Bewegungen vollführen. Diese stellen sich dagegen nicht bei den in Dauerbeleuchtung erwachsenden Pflanzen ein und fehlen auch dann, wenn nach dem Versetzen in kontinuierliche Beleuchtung die Schlafbewegungen geschwunden sind. Dagegen finden sich bei den im Dauerlicht entfalteten Blüten von *Bellis* annähernd tagesrhythmisch verlaufende Oszillationen, die

1) PFEFFER, Entstehung der Schlafbewegungen 1907, S. 313, 381, 434.

2) R. STOPPEL, Zeitschrift f. Botanik 1910, Bd. 2, S. 369.

allmählich ausklingen, während dieselben anscheinend bis zum Abblühen erhalten bleiben, wenn die im Tageswechsel gebildeten Blüten in kontinuierliche Beleuchtung gebracht werden (STOPPEL, l. c. S. 428, 439, Fig. 37 u. 38). Im Finstern entfalten sich aber die Blüten von *Bellis* nicht und bei den aus dem täglichen Beleuchtungswechsel in das Dunkle gebrachten Blüten sieht man die Schlafbewegungen bald schwinden.

Offenbar finden sich bei den Blüten auch noch andere Eigenheiten. So verhalten sich z. B. die im Dunkeln bei konstanter Temperatur zur Entwicklung kommenden Blüten von *Tulipa* augenscheinlich wie ephemere Blüten, d. h. sie schließen sich nach dem Öffnen erst bei dem Verwelken, ohne inzwischen anderweitige Oszillationen zu vollbringen. Denn die kleinen Oszillationen, welche unter diesen Umständen beobachtet wurden¹⁾, dürften bei diesen in so hohem Grade auf Wärmeschwankungen reagierenden Blüten wohl dadurch verursacht worden sein, daß in den Versuchen keine vollständige Temperaturkonstanz herrschte. Übrigens ist noch nicht geprüft worden, wie sich die Blüten dieser Pflanzen, bei völliger Konstanz der Temperatur, in kontinuierlicher Beleuchtung verhalten. Auch ist weder bei Blüten, noch bei wachstumstätigen Laubblättern erforscht, wie sich die Verhältnisse dann gestalten, wenn die bewegungstätige Wachstumszone verdunkelt wird, die übrigen Teile aber beleuchtet werden.

Wir haben uns bis dahin an Vorgänge gehalten, die wir zur Kennzeichnung dessen, daß sie sich bei voller Konstanz der Außenbedingungen abspielen, daß sie also durch interne, selbstregulatorisch gelenkte Veränderungen bedingt sind, als „autonom“ bezeichnen.²⁾ Damit ist vollständig offen gelassen, wie und wodurch diese Prozesse zustande kommen, ob und in welcher Weise dabei durch die Modifikation der Innenverhältnisse (Innenbedingungen) die an sich konstanten Außenfaktoren dirigierend oder anderweitig nutzbar gemacht werden und ob es sich um rhythmische Vorgänge, oder, wie bei der Entwicklung, um progressiv fortschreitende Veränderungen handelt.

Da aber die autonomen Prozesse, ebenso wie alle Lebens-

1) PFEFFER, *Physiolog. Untersuchungen* 1873, S. 200; *Pflanzenphysiol.* II. Aufl., Bd. 2, S. 494.

2) PFEFFER, *Pflanzenphysiolog.*, II. Aufl., Bd. 2, S. 161, 388, 82, 247 usw., *Entstehung der Schlafbewegungen* 1907, S. 450.

vorgänge, von den Außenbedingungen abhängen¹⁾, so ist es selbstverständlich, daß die Tätigkeit des Organismus durch die Herstellung anderer, konstant bleibender Außenverhältnisse (abgesehen von den Übergangsreaktionen) nicht nur in quantitativem Sinne verändert wird, sondern daß auch die Konstellationen (die Stimmungen) derart verschoben werden können, daß unter den gebotenen Verhältnissen einzelne Vorgänge ganz ausgeschaltet, bzw. erweckt werden. In prinzipieller Hinsicht gilt dasselbe für tote Massen und für Mechanismen. So würde man unschwer Konstruktionen so herstellen können, daß z. B. bei der Erhöhung der Temperatur die Walze einer Spieldose, infolge der Ausdehnung eines Metallstabes, derart verschoben wird, daß nun eine neue Melodie ertönt, oder daß durch die Ausdehnung eines Metallstabes das Schlagwerk einer Uhr vollständig ausgeschaltet wird und also erst wieder in Aktion tritt, wenn durch Erniedrigung der Temperatur die frühere Ausgangskonstellation wieder hergestellt ist. Dem Wesen nach liegt es aber nicht anders, wenn sich z. B. bei schwacher (konstanter) Ätherwirkung die Plasmaströmung wohl bei konstanter Beleuchtung, aber nicht bei konstanter Finsternis abspielt²⁾, oder, um auch einen Entwicklungsprozeß zu nennen, wenn sich *Mucor* auf Brod immer wieder zu einem Sporangien tragenden Schimmelpilz entwickelt, unter bestimmten anderen Bedingungen aber nur hefeartige Sprossungen bildet.³⁾

Es muß ja auch logischerweise gefordert werden, daß sich bei Konstanz der Außenbedingungen das Geschehen gesetzmäßig in einer den jeweiligen Eigenschaften des Objektes und der Gesamtheit der obwaltenden Verhältnisse entsprechenden Weise abwickelt. Dabei kann das Geschehen natürlich nicht über die potentiellen Fähigkeiten hinausgehen, die aber in der Regel (zu gleicher Zeit oder überhaupt) nicht in ihrer Gesamtheit in Anspruch genommen werden, wie schon die Tatsache zeigt, daß die äquipotentiellen embryonalen Zellen im Entwicklungsverlauf zu formal und funktionell verschiedenen Elementen und Organen umgebildet werden. Aus diesen und anderen Erwägungen ergibt sich ohne weiteres, daß mit der Nichtausbildung (Ausschaltung)

1) PFEFFER, Pflanzenphysiolog., II. Aufl., Bd. 2, S. 394. HOSSEUS, Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch einige äußere Faktoren 1903.

2) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 394.

3) Ebenda S. 135.

einer oder einer Anzahl potentieller Fähigkeiten nicht eine Verminderung der Gesamttätigkeit und des Energieumsatzes verknüpft sein muß, die beide unter solchen Umständen ebensogut eine Steigerung, als eine Herabsetzung erfahren können.

Es schien mir geboten, nochmals auf diese Verhältnisse hinzuweisen, weil diese Gesamtbeziehungen und die sich anschließenden Konsequenzen, welche auch für die hier behandelten autonomen Bewegungen gelten, öfters nicht gebührend beachtet werden. Wenn sich also die autonome Bewegungstätigkeit bei dem in Dauerbeleuchtung befindlichen Blatt von *Phaseolus* verschieden gestaltet, je nachdem das Gelenk beleuchtet oder verdunkelt ist, so tritt uns in dem einen, wie in dem anderen Fall der den bestehenden konstanten Außenbedingungen entsprechende gesetzmäßige Verlauf des Geschehens entgegen. Das ist ebenso der Fall, wenn die Blüten von *Calendula arvensis* autonome Bewegungen wohl in konstanter Finsternis, aber nicht in konstanter Beleuchtung ausführen. Da aber die in Dauerbeleuchtung gehaltenen Blüten von *Calendula* gut photonastisch reagieren¹⁾, so liegt kein Grund vor, den Ausfall der autonomen Bewegungen als eine Folge einer Herabsetzung der Aktionsfähigkeit anzusprechen, deren Verminderung und Sistierung natürlich ebenfalls das Zurückgehen und den Stillstand der Bewegungstätigkeit herbeiführen kann. Daß eine derartige Hemmung bei dem in kontinuierlicher Beleuchtung befindlichen Blatt von *Phaseolus* nicht in Betracht kommt, ergibt sich aus der Tatsache, daß sowohl bei Verdunklung als auch bei Beleuchtung des Gelenks eine lebhaftere Bewegungstätigkeit im Gange ist. Ferner kann bei den in Dauerbeleuchtung befindlichen Blättchen von *Albizzia lophantha* und *Mimosa Speggazzinii* das Fehlen einer auffallenden autonomen Bewegungstätigkeit nicht auf einer unzureichenden Bewegungsfähigkeit beruhen, da die Blättchen beider Pflanzen auf eine Verdunklung schnell mit einer Bewegung antworten und da zudem die Blättchen von *Mimosa* im vollen Maße auf eine Stoßreizung reagieren.

Durch welche Vorgänge und Kombinationen die genannten und andere Erfolge herbeigeführt werden, ist unbekannt. So läßt sich zur Zeit in keinem Fall sagen, ob z. B. der Stillstand der

1) Die Blüten von *Calendula* entwickeln sich freilich in Dauerbeleuchtung nicht so gut wie im Dunkeln. ROSE STOPPEL, Zeitschrift f. Botanik 1910, Bd. 2, S. 387, 418.

autonomen Bewegungstätigkeit bei kontinuierlicher Beleuchtung dadurch zustande kommt, daß die Gesamtheit der speziell auf diese Bewegungstätigkeit hinarbeitenden Prozesse aufgehoben wird, oder ob vielleicht nur ein Bindeglied zwischen den sensorischen und motorischen Vorgängen eliminiert wird.¹⁾ Wie dem auch sei, jedenfalls ist es erlaubt, zur Kennzeichnung des Tatbestandes, die Bezeichnung „Ausschaltung“ anzuwenden, und es steht auch nichts im Wege, von „Unterdrückung“ zu reden, wenn damit nicht die ungerechtfertigte Forderung verknüpft wird, daß die potentiell vorhandenen und unter anderen Bedingungen realisierten Bewegungsbestrebungen fortbestehen, aber eine entgegengesetzte mechanische Hemmung verhindert, daß ein sichtbarer Bewegungserfolg herauskommt.²⁾ Auch kann man nicht die Ursachen angeben, die bewirken, daß bei dem kontinuierlich beleuchteten Blatt von Phaseolus der autonome Bewegungsrhythmus verschieden ausfällt, je nachdem das Gelenk beleuchtet oder verdunkelt ist. Es muß also dahin gestellt bleiben, ob etwa mit dem Lichtwechsel die Stimmung in dem Gelenk sich derart ändert, daß nun die von der Lamina ausgehenden Beeinflussungen zu einem andersartigen autonomen Bewegungsrhythmus führen, oder ob vielleicht z. B. der mit der Verdunklung des Gelenkes einsetzende autonome Bewegungsrhythmus Prozessen entspringt, die bis dahin ausgeschaltet waren, oder ob irgend welche andere Verhältnisse obwalten.

Die Kenntnis der autonomen Bewegungen bei verschiedenartigen Außenbedingungen ist in jedem Falle wichtig, wenn sich daraus auch nicht ohne weiteres ableiten läßt, wie sich die autonome Tätigkeit gestaltet, wenn ein Wechsel eines oder einiger Außenfaktoren, in einem schnelleren oder langsameren Tempo eintritt. Denn gleichviel, ob hierdurch eine Bewegungsreaktion ausgelöst wird oder nicht, so können eben durch die Übergangsreaktionen, Inanspruchnahmen usw. Verschiebungen (Stimmungswechsel) verursacht werden, die zur Folge haben, daß sich die Tätigkeiten des Organismus ändern, und daß sich demgemäß keine einfache Resultante ergibt.³⁾ Es ist deshalb auch möglich, daß eine autonome Tätigkeit unterdrückt wird, die bei Konstanz der

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 359.

2) Über die Fortsetzung der Bewegungsbestrebungen bei mechanischer Hemmung, vgl. 181.

3) PFEFFER, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 362.

Außenbedingungen auftritt, oder daß eine unter diesen Umständen fehlende autonome Tätigkeit gerade durch den Wechsel der Außenbedingungen erweckt wird. Das ist auch in bezug auf die Entstehung der Schlafbewegungen zu beachten, deren Deutung, besonders auf Grund der neueren Erfahrungen über die autonome Bewegungstätigkeit, gewisse Modifikationen gegenüber meinen früheren Interpretationen (l. c. S. 1907) erfahren muß.

Werfen wir zunächst einen Blick auf die Blättchen von *Albizzia lophantha* und *Mimosa Speggazzinii*, die bei konstanter Beleuchtung keine nennenswerte autonome Bewegungstätigkeit zeigen, bei denen es aber aus den S. 280 angeführten Gründen noch unentschieden ist, ob sich eine solche Tätigkeit einstellt, wenn das Gelenk verdunkelt ist, oder wenn ein im Dunkeln aktionsfähiges Blatt im Finstern gehalten wird. Sollten sich unter solchen Umständen tagesrhythmische autonome Bewegungen einstellen, so ist dann doch gewiß, daß denselben keine wesentliche Bedeutung bei dem Zustandekommen der Schlafbewegungen zukommt. Denn diese Blättchen reagieren so energisch photonastisch, daß sie durch Verdunkelung leicht in Schlafstellung zu bringen sind, und wenn man ihnen z. B. durch einen 6:6- oder 3:3stündigen Beleuchtungswechsel einen entsprechenden Bewegungsrhythmus aufdrängt, so ist in dem Verlauf der registrierten Kurve nichts zu erkennen, was auf das Vorhandensein einer tagesrhythmischen Bewegungsbestrebung hindeutet.¹⁾

Vermutlich wird auch bei den im hohen Grade thermonastischen Blüten von *Crocus* und *Tulipa* eine tagesrhythmische autonome Periodizität entweder fehlen oder doch ohne Bedeutung für die Schlafbewegungen sein (S. 281). Dagegen führen die Blüten von *Calendula arvensis* und *Bellis perennis*, wie ROSE STOPPEL nachwies (S. 280), bei Konstanz bestimmter Außenbedingungen tagesperiodische Bewegungen aus, die aber nicht hindern, daß vermöge der photonastischen Reaktionsfähigkeit bei einem 6:6stündigen Beleuchtungswechsel ein entsprechender Bewegungsrhythmus zustande kommt. Jedoch machen sich in diesem, wie ebenfalls

1) PFEFFER, Entstehung d. Schlafbewegungen 1907, S. 319, 337. — Warum ich auch heute nicht die Existenz einer tagesperiodischen, autonomen Periodizität durch die Versuche SEMONS als nachgewiesen ansehen kann, soll hier nicht erörtert werden. Vgl. PFEFFER, l. c. 1907, S. 331; Biologisches Zentralblatt 1908, Bd. 28, S. 389.

STOPPEL fand, mehr oder minder die tagesrhythmischen Bewegungsbestrebungen bemerklich, die bei einem 4:4 stündigen oder noch kürzeren Beleuchtungswechsel voll hervortreten.

Auch bei den Blättern von *Phaseolus* findet sich die potentielle Befähigung zur Ausführung von tagesperiodischen autonomen Bewegungen, die aber (nach den bisherigen Erfahrungen) bei Konstanz der Außenverhältnisse nur unter Bedingungen aktiviert werden, welche normalerweise in der Natur nicht geboten sind. Denn bis dahin (S. 278) ist dieser autonome Tagesrhythmus nur an Blättern beobachtet, die sich, während das Gelenk verdunkelt war, in konstanter Beleuchtung befanden. Da aber unter diesen Bedingungen, sofern das Gelenk beleuchtet war, nur autonome Oszillationen von einem viel kürzeren Rhythmus gefunden wurden, so kam ich (unter der zunächst naheliegenden Annahme, daß dieses Verhalten generell sei) zu dem Schlusse, daß den Blättern von *Phaseolus* eine tagesperiodische autonome Bewegungstätigkeit überhaupt abgehe, was eben nach den neueren Erfahrungen nicht zutrifft. In welchem Sinne und Umfang aber diese tagesperiodische autonome Befähigung unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels aktiviert wird und mit den photonastischen Reaktionen bei der Ausführung der Schlafbewegungen zusammengreift, das läßt sich zurzeit nicht sicher sagen und dürfte auch nicht leicht zu präzisieren sein, da die Aufklärung durch die verschiedenen möglichen Komplikationen erschwert wird.

Im allgemeinen wird man zunächst zu der Auffassung neigen, daß sich bei *Phaseolus* die Schlafbewegungen als Resultante aus dem Zusammengreifen der aktivierten, tagesperiodischen autonomen Bewegungen und den sich täglich wiederholenden photonastischen Reaktionen ergeben. Dabei muß dann zugleich der Gang der tagesperiodischen autonomen Bewegungen so reguliert werden, daß er synchron mit dem Verlauf der photonastischen Reizwirkungen wird. Durch diese Regulation wird andererseits eine photonastische Reaktionsbetätigung des Blattes von *Phaseolus* angezeigt, die sich auch darin kundgibt, daß durch die Einführung eines 12:12 stündigen Beleuchtungswechsels eine erhebliche Steigerung der Bewegungsamplitude dann eintritt, wenn diese bei dem in konstanter Beleuchtung gehaltenen Blatt (mit umhülltem Gelenk) nicht zu ansehnlich war. Auch zeigt die Erfahrung, daß bei einem 18:18 stündigen Beleuchtungswechsel ein dement-

sprechender Bewegungsrhythmus erzeugt wird, daß die tagesperiodischen autonomen Bestrebungen durch die photonastische Reaktion überwunden werden können (PFEFFER, l. c. 1907, S. 357, 425). Wenn dann, nach der Überführung in eine kontinuierliche Beleuchtung, die Nachschwingungen ein tagesperiodisches Tempo annehmen, und wenn ferner dieser Rhythmus auch bei einem 6:6 stündigen Beleuchtungswechsel bemerklich wird, so kann auf Grund dieser Tatsachen allein nicht die Existenz einer tagesperiodischen autonomen Bewegungstätigkeit gefordert werden. Denn ein solches Verhalten könnte auch durch die reaktionellen (photonastischen) Eigenschaften bedingt sein, wenn diese derart sind, daß sich der ausgelöste Bewegungsverlauf in 24 Stunden abspielt (PFEFFER, l. c. 1907, p. 424), und es ist auch nach den heutigen Erfahrungen nicht ausgeschlossen, daß ein solches Verhältnis besteht. Übrigens habe ich schon früher (1907, S. 447) darauf hingewiesen, daß möglicherweise auch Pflanzen vorkommen, denen eine tagesperiodische autonome Bewegungstätigkeit zukommt.

Sollten diese Andeutungen in den Hauptzügen dem wahren Sachverhalt entsprechen, so bleibt doch im näheren noch mancherlei aufzuklären. Obnehin ist noch nicht sicher erwiesen, daß die unter bestimmten Bedingungen aktivierten tagesperiodischen autonomen Bewegungen real auch bei der im Beleuchtungswechsel befindlichen Pflanze tätig sind, da es ja auch möglich erscheint, daß dieselben unter diesen Umständen ausgeschaltet werden. Aus den für die Blätter von *Phaseolus* vorliegenden Erfahrungen ist keine sichere Entscheidung zu treffen. Dagegen spricht bei den Blüten von *Calendula arvensis* und *Bellis perennis* für die Fortdauer der tagesperiodischen autonomen Bewegungen die Tatsache, daß neben denselben auch die photonastischen Reaktionen zur Geltung kommen, wenn diese durch einen entsprechenden Beleuchtungswechsel z. B. in einem 6:6 stündigen Rhythmus hervorgerufen werden.¹⁾ Im Zusammenhang mit diesen und anderen

1) ROSE STOPPEL, Zeitschrift f. Botanik 1910, Bd. 2, S. 418, 428. — Da ROSE STOPPEL (S. 432, 446) geneigt ist, den durch die Einkrümmung erweckten Gegenreaktionen eine wesentliche Bedeutung beizulegen, so sei nochmals hervorgehoben, daß sich das Nichtzutreffen dieser Ansicht aus früheren und neueren Erscheinungen ergibt, welche zeigen, daß sich auch bei wachstumstätigen Objekten die Bewegungsbestrebungen abspielen, wenn die Ausführung der angestrebten Krümmung mechanisch unmöglich gemacht ist (vgl. S. 208 und die an dieser Stelle zitierte Literatur). — Ferner möchte ich bemerken, daß von mir die photonastischen und thermonastischen

Fragen wird u. a. auch bei *Phaseolus* zu entscheiden sein, inwieweit etwa eine Modifikation der autonomen Bewegungsbestrebungen bei den durch Verdunkelung und Erhellung erzielten Reaktionen eine Rolle spielen. Es ist jedenfalls auffallend, daß dann, wenn die tagesperiodischen Bewegungen des Blattes von *Phaseolus* in kontinuierlicher Beleuchtung aufgehört haben, nach der Überführung in das Dunkle, selbst im Laufe von 38 Stunden keine tagesperiodische Bewegungstätigkeit bemerklich wird, die aber nach dem Erhellen auch dann eintritt, wenn nur kürzere Zeit verdunkelt worden war.¹⁾

Von Wichtigkeit wird insbesondere auch das Studium anderer Objekte sein, die ein ähnliches Reaktionsvermögen besitzen wie *Phaseolus*. Zu diesen gehört das Hauptgelenk des primären Blattstiels von *Mimosa Speggazzinii*, bei dem sich ebenfalls in kontinuierlicher Beleuchtung mit dem Ausklingen der Schlafbewegungen eine autonome Bewegungstätigkeit in einem kürzeren Tempo einstellt, die in dem tagesperiodischen Beleuchtungswechsel bis zur Unkenntlichkeit unterdrückt wird (l. c. 1907, S. 380). Wie sich bei dieser Pflanze die autonomen Bewegungen gestalten, wenn bei Dauerbeleuchtung das Gelenk verdunkelt ist, wurde noch nicht untersucht (vgl. S. 276).

Wie schon gesagt, müssen wir uns hier auf einige Andeutungen beschränken, aus denen sich aber (wie das auch schon 1907, S. 411, 426, 466 betont wurde) ergibt, daß bei den einzelnen Pflanzenarten differente und unter Umständen verwickelte Verhältnisse obwalten können. Das gilt auch in bezug auf die Bedeutung der tagesperiodischen autonomen Oszillationen für die Schlafbewegungen, bei deren Zustandekommen jene in gewissen

Reaktionen stets als prinzipiell analoge Vorgänge aufgefaßt wurden und immer wieder hervorgehoben wurde, daß sowohl bei den photonastischen als auch bei den thermonastischen Reaktionen auf den Hingang eine rückläufige Bewegung zu erfolgen pflegt. Ich kann diese Erörterungen von ROSE STOPPEL (S. 446) nur dahin verstehen, daß sie mir in beiden Fällen andere Auffassungen zuschreibt. — Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 477, 495; Entstehung d. Schlafbewegungen 1907, S. 406 und die an diesen Stellen zitierte Literatur.

1) PFEFFER, Entstehung der Schlafbewegungen 1907, S. 351. — Beiläufig sei bemerkt, daß ich neuerdings bei dem Endblatt des gedrehten Blattes von *Phaseolus vulgaris* Tausend für Eine und von *Phaseolus multiflorus* infolge von Verdunkelung eine ansehnlichere Bewegungsreaktion beobachtete, als sie mir bei den Versuchen mit dem Primärblatt von *Phaseolus vitellinus* entgegentrat. PFEFFER, l. c. 1907, S. 411, 466.

Fällen offenbar nicht oder doch nicht wesentlich in Betracht kommen, während sie sich in anderen Fällen mit den photonastischen Reaktionen kombinieren dürften und während es sich bei gewissen Objekten vielleicht nur um eine zeitliche Regulierung der tagesperiodischen autonomen Bewegungstätigkeit handelt.

Sofern autonome und aitionome Vorgänge zusammengreifen, wird man immer von einer Resultante reden dürfen, wobei aber zu beachten ist, daß dabei verwickelte Verhältnisse, also auch Verschiebungen, Umschaltungen (Stimmungswechsel) usw. im sensorischen Teil der Prozesse vorliegen können.¹⁾ Derartigen Beziehungen ist natürlich auch Rechnung zu tragen, wenn es sich in einem gegebenen Fall darum handelt, festzustellen, ob bei dem Zustandekommen der Schlafbewegungen autonome Bewegungen mitwirken und welche Bedeutung ihnen dann zukommt. Übrigens ist leicht einzusehen, daß unter Umständen das Urteil je nach der Kenntnis und der Einschätzung der Faktoren, sowie nach dem eingenommenen Standpunkt verschieden ausfallen kann.

Als mehr oder minder komplizierte Resultanten werden sich im allgemeinen alle Nachwirkungen, also im speziellen auch die Nachschwingungen von Bewegungsvorgängen ergeben. Man darf aber wohl, auch ohne nähere Kenntnis der zugrunde liegenden Vorgänge, erwarten, daß bei allen Reaktionen, folglich auch bei der Herstellung andersartiger konstanter Bedingungen, der Übergang in den neuen Zustand von ausklingenden Oszillationen um die anzunehmende Gleichgewichtslage begleitet sein wird, die natürlich auch verschwindend gering ausfallen können. Es ist deshalb nicht überraschend, daß unter solchen Umständen in einer mehr oder minder auffallenden Weise ein ausklingendes Nachschwingen der tagesperiodischen Schlafbewegungen beobachtet wird, das aber schon in bezug auf die nächsten greifbaren Größen aus ungleichartigen Faktoren resultieren kann. Einmal ist ein solches ausklingendes Nachschwingen wahrscheinlich, wenn die Pflanze in Bedingungen kommt, unter denen die Aktionsfähigkeit allmählich erlischt, wie z. B. infolge des Eintritts der Starre im Dunkeln.²⁾

1) PFEFFER, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 362.

2) Mit der Rückversetzung in die Normalbedingungen gelangt dann umgekehrt die Bewegungstätigkeit erst allmählich zur vollen Amplitude. Analoges beobachtet man, wenn durch Hemmungen, Belastungen usw. gewisse Störungen verursacht worden waren. Vgl. S. 201, 231.

Aber auch dann, wenn diese Fähigkeit im vollen Maße fortbesteht, ist doch beim Übergang in veränderte konstante Außenbedingungen, als Resultante aus dem langsamen Schwinden der bisherigen und dem allmählichen Auftreten der neuen Bestrebungen, ein allmähliches Ausklingen zu erwarten, gleichviel ob unter den neuen Bedingungen keine Bewegungstätigkeit besteht oder ob eine andersartige Bewegungstätigkeit aufgenommen wird, die vielleicht erst allmählich, unter Überwindung von Übergangsreaktionen, die volle Amplitude erreicht. Daß dasselbe natürlich auch für die umgekehrte Verschiebung der Außenbedingungen gilt, braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden.

Da zu diesen Schlüssen allgemeine Erwägungen führen, die keine bestimmten Voraussetzungen über Entstehung und Vermittlung der Bewegungsvorgänge fordern, so ist klar, daß aus der Existenz der ausklingenden Nachschwingungen nicht ohne weiteres auf die Entstehungsursachen der vorausgegangenen Bewegungsvorgänge geschlossen werden kann. Wenn also nach der Übertragung aus dem täglichen Beleuchtungswechsel in Dauerbeleuchtung, z. B. bei dem Blatt von *Phaseolus*, die tagesperiodischen Bewegungen in wenigen Tagen ausklingen, während sich zugleich die in einem viel kürzeren Rhythmus verlaufenden autonomen Bewegungen einstellen (S. 279), so ist daraus nicht zu ersehen, ob die normalen Schlafbewegungen mit oder ohne Beteiligung einer tagesperiodischen autonomen Bewegungstätigkeit erzielt wurden. Ein analoges Resultat ist übrigens auch dann zu erwarten, wenn tagesrhythmische Bewegungen, die nachweislich autonomen Ursprungs sind, in Konflikt mit den kürzerperiodischen autonomen Bewegungen treten, wie es der Fall sein wird, wenn bei dem in kontinuierlicher Beleuchtung befindlichen Blatt von *Phaseolus* das umhüllte Gelenk von der verdunkelnden Hülle befreit wird (S. 278).

Derartigen Erwägungen ist auch bei der Besprechung der Nachschwingungen in meiner Abhandlung über die Entstehung der Schlafbewegungen 1907, S. 433 Rechnung getragen, wobei aber die Schlußfolgerungen unter der Voraussetzung abgeleitet wurden, daß tagesperiodische autonome Bewegungstätigkeiten nicht in Betracht zu ziehen seien. Im allgemeinen ist aber auch bei der Mitbeteiligung der letzteren ebenfalls möglich, daß die Nachschwingungen infolge der spezifischen (reaktionellen) Eigenschaften

des Objekts oder aus anderen Gründen ein etwas oder erheblich verändertes Tempo annehmen. Da sich die zu den Nachschwingungen führenden Vorgänge, analog wie bei anderen Bewegungen, offenbar auch dann abspielen, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist, so wird auch für die Erzielung der Nachschwingungen die Realisierung der Einkrümmung nicht als ein notwendiger Faktor in Betracht kommen (S. 205).

Kapitel VIII.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

Die den Schlafbewegungen zugrunde liegenden Bewegungsbestrebungen werden in den Gelenken auch dann dauernd fortgesetzt, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist. Wenn also die geringen Ausbiegungen dieser Widerlage in vergrößerter Form registriert werden, so erhält man eine Kurve, die in den Hauptzügen mit derjenigen übereinstimmt, welche von dem freibeweglichen Blatt geschrieben wird, sofern nicht durch besondere Verhältnisse Abweichungen herbeigeführt werden.

Ist die Ausführung der angestrebten Bewegungen durch die Widerlage verhindert, so reagiert das Blatt doch auf Beleuchtungswechsel wie das freibewegliche Blatt. Bei beiden hat also die Verlegung der Beleuchtungsstunden von der Tages- auf die Nachtzeit eine entsprechende Verschiebung des Ganges der Schlafbewegungen zur Folge.

Auch wird bei Herstellung kontinuierlicher Beleuchtung sowohl bei dem freien, als auch bei dem gegen eine Widerlage arbeitenden Blatt von *Phaseolus*, nach dem Ausklingen der Schlafbewegungen, eine ansehnliche autonome Bewegungstätigkeit beobachtet, die sich in einem viel kürzeren Rhythmus abspielt.

Da die autonomen Bewegungen bei dem im Tageswechsel befindlichen freien Blatt von *Phaseolus* zum Teil gering ausfallen, so ist es begreiflich, daß sie bei dem gegen eine Widerlage wirkenden Blatt nicht immer auffallend hervortreten. In den Kurven, die von dem freien, sowie von dem gehemmten Hauptblattstiel der *Mimosa pudica* im täglichen Beleuchtungswechsel geschrieben werden, pflegen aber die autonomen Bewegungen einen ähnlichen Verlauf zu zeigen.

Da somit die Bewegungsbestrebungen in der üblichen Weise auch dann zustande kommen, wenn die Realisierung der Bewegungen durch eine Widerlage verhindert ist, so folgt, daß sich

die zu den Bewegungen führenden Prozesse auch ohne die Einkrümmung des Gelenks, also ohne die Mithilfe einer erst durch die Einkrümmung ausgelösten Reaktion abwickeln. Analoges gilt auch für die durch Wachstum vermittelten Schlafbewegungen und, soweit die vorliegenden Erfahrungen ein Urteil gestatten, in der Hauptsache für viele Variations- und Nutationsbewegungen.

Nachweislich wird in den Blattgelenken von *Phaseolus* und *Flemingia* auch durch eine gewaltsame Einkrümmung keine oder doch keine deutliche Gegenreaktion hervorgerufen. Denn wenn den Blättern dieser Pflanzen durch das Anhängen eines Gewichtes eine geringe oder eine ansehnliche Senkung aufgedrängt wird, so wird weder bald darauf, noch in den folgenden Tagen (sofern nicht Orientierungsbewegungen eingreifen) eine deutliche Erhebung über die aufgedrängte Lage bemerklich, während, infolge der Fortsetzung der Schlafbewegungen, an jedem Abend die übliche Senkung der Blätter eintritt. Ebenso wird keine sichere Gegenreaktion beobachtet, wenn die Blätter nach Entfernung der angehängten Last in die frühere Lage zurückkehren. Zu einem analogen Resultat führten auch die Versuche, bei denen das Blatt durch einen Gewichtszug aufwärts abgelenkt worden war.

Dagegen wird in dem Hauptgelenk des Blattstiels von *Mimosa pudica* und *Mimosa Speggazzinii* durch eine gewaltsame Einkrümmung eine Gegenreaktion ausgelöst, die sich darin kund gibt, daß nach der durch einen Gewichtszug bewirkten (aufwärts oder abwärts gerichteten) Ablenkung des Blattstiels eine gegenläufige Bewegung beginnt, die bald gering, bald ansehnlicher ausfällt, und die zuweilen ausreicht, um den Blattstiel in die Ausgangslage zurückzuführen. Ein analoges Resultat wurde auch erhalten, nachdem sich der Blattstiel bei Entfernung der Last zunächst über die Normallage hinaus bewegt hatte. Derartige Erfolge kamen sowohl bei schwacher Belastung, als auch dann zustande, wenn die Last so gewählt war, daß die durch das Eigengewicht des Blattes bedingte Inanspruchnahme des Gelenks auf das Doppelte oder sogar auf das Dreifache gesteigert worden war. Übrigens wurde sowohl bei schwacher, als auch bei starker Belastung die Gegenreaktion zum Teil in 15—50 Minuten, zum Teil im Verlauf von einer bis einigen Stunden vollbracht.

Das in der Tagstellung festgehaltene Blatt von *Phaseolus* begibt sich beim rechtzeitigen Losmachen am Abend in die Nacht-

stellung und das in der Nachtstellung fixierte Blatt beim Befreien am Morgen in die Tagstellung. Hieraus ergibt sich, daß sich in dem Gelenk bei mechanischer Verhinderung der Einkrümmung eine Spannungsintensität entwickelt, die ungefähr derjenigen Energiesumme entspricht, die bei der normalen Schlafbewegung des freien Blattes allmählich zur Betätigung kommt.

Die Druckleistung, welche z. B. erzielt wird, wenn das gegen den Widerstand wirkende Blatt bestrebt ist, sich aus der höchsten Tagstellung in die tiefste Nachtstellung zu begeben, ist sehr ansehnlich. Denn in unseren Versuchen beträgt das entsprechende statische Moment bei den kräftigen Gelenken von *Phaseolus vitellinus* zwischen 160 bis 545 g, bei den schwächeren Gelenken von *Mimosa pudica* 63 bis 96,6 g, von *Mimosa Speggazzinii* 22 g, von *Flemingia* 100,8 g. Die anderen Ausschlaggrößen entsprechende Druckleistung läßt sich aus den Kurven der Fig. 2—10 entnehmen, da die Ausbiegung des Widerstandes und der Schreibspitze der entwickelten Druckenergie proportional sind.

Aus diesen Daten läßt sich die Höhe der Energieentwicklung in den aktiven Elementen des Gelenkgewebes nicht genau berechnen, da einmal die Verteilung der aktiven Elemente und die Lage des entsprechenden Schwerpunktes unbekannt sind, und da es ferner nicht sicher entschieden ist, ob z. B. die Überführung in die Schlafstellung durch die alleinige Aktion einer Gelenkhälfte oder dadurch erzielt wird, daß gleichzeitig die Expansionsenergie in der einen Gelenkhälfte zunimmt, in der anderen aber abnimmt. Im letztgenannten Fall muß bei den Schlafbewegungen der genannten Pflanzen der mittlere Werth der Expansionsintensität für 1 qmm mindestens 16,2 g bis 55,1 g = (1,6—5,3 Atmosphären), in dem erstgenannten Falle aber mindestens 32,4 g bis 110,3 g (= 3,14 bis 10,7 Atmosphären) betragen.

Die Berechtigung meiner früheren Annahme, daß z. B. die Überführung in die Nachtstellung durch die Zunahme der Expansionsenergie in nur einer Gelenkhälfte erzielt werde, erscheint auf Grund verschiedener Erwägungen und u. a. auch deshalb zweifelhaft, weil unter Umständen die Schlafbewegungen im vollen Maße ohne eine wesentliche Änderung der Biegungsfähigkeit des Gelenks ausgeführt werden. Tatsächlich würde aber eine ansehnliche Modifikation der Biegungsfähigkeit zu erwarten sein, wenn nur eine der beiden Gelenkhälften aktiv wäre, wie es bei der seimonasti-

schen Reaktion von *Mimosa* der Fall ist, bei der eine weitgehende Erschlaffung des Gelenks eintritt, obgleich durch diese Bewegungsbestrebung im allgemeinen ein etwas geringerer Druck entwickelt wird, als bei den Schlafbewegungen.

Wird nur das Gelenk des Blattes von *Phaseolus* verdunkelt, so werden bei der im täglichen Beleuchtungswechsel befindlichen Pflanze die Schlafbewegungen dauernd fortgeführt. Es tritt also unter diesen Umständen keine Dunkelstarre ein, die sich aber einstellt, wenn zugleich die Lichtzufuhr zur Blattlamina weitgehend eingeschränkt wird.

Aus dem Verhalten der in künstlicher Beleuchtung befindlichen Pflanze von *Phaseolus* ergibt sich noch klarer, daß von der beleuchteten Lamina auch ein dirigierender Einfluß auf das verdunkelte Gelenk ausgeübt wird, da die Tagstellung des Blattes auf die Nachtstunden, die Nachtstellung aber auf die Tagesstunden verschoben wird, wenn während der Nachtzeit beleuchtet und während der Tageszeit verdunkelt wird.

Befindet sich ein Blatt von *Phaseolus*, dessen Gelenk verdunkelt ist, in kontinuierlicher Beleuchtung, so stellt sich eine ansehnliche autonome Bewegungstätigkeit ein, die ungefähr das Tagestempo einhält, während dann, wenn auch das Gelenk dauernd beleuchtet ist, autonome Oszillationen in einem viel kürzeren Rhythmus ausgeführt werden.

Verdunkelt man das Hauptgelenk des Blattstiels von *Mimosa Speggazzinii*, während das Blatt im täglichen Beleuchtungswechsel verbleibt, so verfällt das Gelenk allmählich, aber langsamer in den Starrezustand, als es bei dem Aufenthalt der ganzen Pflanze im Finstern der Fall sein würde.



- XII. BAND. (20. Bd.) 1885. brosch. Preis \mathcal{M} 22.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 13. Abhdlg.: Über die thermoelektrischen Eigenschaften des Apatits, Brucits, Coelestins, Prehnits, Natroliths, Skolezits, Datoliths und Axinitis. Mit 3 Tafeln. 1878. \mathcal{M} 2.—
W. SCHEIBNER, Zur Reduktion elliptischer Integrale in reeller Form. 1879. \mathcal{M} 5.—
— Supplement zur Abhandlung über die Reduktion elliptischer Integrale in reeller Form. 1880. \mathcal{M} 1.50.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuchungen. 14. Abhdlg.: Über d. photo-thermoelektr. Eigensch. d. Flußspathes. Mit 3 Taf. 1879. \mathcal{M} 2.—
C. BRUHNS, Neue Best. d. Längendiff. zwisch. d. Sternwarte in Leipzig u. d. neuen Sternwarte auf d. Türkenschanze in Wien. 1880. \mathcal{M} 2.40.
C. NEUMANN, Über die peripolaren Koordinaten. 1880. \mathcal{M} 1.50.
— Die Verteil. d. Elektrizität auf ein. Kugelkalotte. 1880. \mathcal{M} 2.40.
W. G. HANKEL, Elektr. Untersuch. 15. Abhdlg.: Über die aktino- und piezoelektr. Eigenschaften des Bergkrystalles und ihre Beziehung zu den thermoelektrischen. Mit 4 Tafeln. 1881. \mathcal{M} 2.—
— Elektrische Untersuchungen. 16. Abhdlg.: Über die thermoelektr. Eigenschaften d. Helvins, Mellits, Pyromorphits, Mimetesits, Phenakits, Pennins, Diopases, Strontianits, Witherits, Cerussits, Euklases und Titanits. Mit 3 Tafeln. 1882. \mathcal{M} 2.—
— Elektrische Untersuchungen. 17. Abhdlg.: Über die bei einigen Gasentwicklungen auftretenden Elektrizitäten. 1883. \mathcal{M} 1.80.
- XIII. BAND. (22. Bd.) 1887. brosch. Preis \mathcal{M} 30.—
G. T. FECHNER, Über die Frage des Weberschen Gesetzes u. Periodizitätsgesetzes im Gebiete des Zeitsinnes. 1884. \mathcal{M} 2.80.
— Über die Methode der richtigen und falschen Fälle in Anwendung auf die Maßbestimmungen der Feinheit oder extensiven Empfindlichkeit des Raumsinnes. 1884. \mathcal{M} 7.—
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Die bei der Untersuchung v. Gelenkbewegungen anzuwendende Methode, erläßt am Gelenkmechanismus des Vorderarmes beim Menschen. Mit 4 Taf. 1885. \mathcal{M} 2.—
F. KLEIN, Über die elliptischen Normalkurven der n^{ten} Ordnung und zugehörige Modulfunktionen der n^{ten} Stufe. 1885. \mathcal{M} 1.80.
C. NEUMANN, Über die Kugelfunktionen P_n und Q_n , insbesondere über die Entwicklung der Ausdrücke $P_n(xz_1 + \sqrt{1-x^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\varphi)$ und $Q_n(xz_1 + \sqrt{1-x^2}\sqrt{1-z_1^2}\cos\varphi)$. 1886. \mathcal{M} 2.40.
W. HIS, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Mit 1 Tafel und 10 Holzschnitten. 1886. \mathcal{M} 2.—
H. BRUNS, Über eine Aufg. der Ausgleichsrechnung. 1886. \mathcal{M} 2.—
R. LEUCKART, Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. Mit 3 Tafeln. 1887. \mathcal{M} 7.—
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 1. Abhdlg. Mit 11 Holzschnitten. 1887. \mathcal{M} 3.20.
- XIV. BAND. (24. Bd.) 1888. brosch. Preis \mathcal{M} 42.—
J. WISLIZENUS, Über die räuml. Anordnung d. Atome in organisch. Molekülen u. ihre Bestimmung in geometrisch-isomeren ungesättigten Verbindungen. Mit 186 Figuren. 2. Abdruck. 1889. \mathcal{M} 4.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Untersuchungen über die Gelenke des menschlichen Armes. I. T.: Das Ellenbogengelenk v. O. Fischer. Mit 12 Taf. das Handgelenk von W. Braune und O. Fischer. Mit 2 Holzchnitten und 15 Tafeln. 1887. \mathcal{M} 5.—
J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Mit 6 Tafeln. 1887. \mathcal{M} 5.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Das Gesetz der Bewegungen in den Gelenken an der Basis der mittleren Finger und im Handgelenk des Menschen. Mit 2 Holzchnitten. 1887. \mathcal{M} 1.—
O. DRASCH, Untersuchung über die papillae foliatae et circumvallatae d. Kaninchens u. Feldhasen. Mit 8 Tafeln. 1887. \mathcal{M} 4.—
W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 18. Abhdlg.: Fortsetzung der Versuche über das elektrische Verhalten der Quarz- und der Borackitkristalle. Mit 3 Tafeln. 1887. \mathcal{M} 2.—
W. HIS, Zur Geschichte des Gehirns, sowie der zentralen u. peripherischen Nervenbahnen. Mit 3 Taf. u. 27 Holzchn. 1888. \mathcal{M} 3.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Anteil, den die einzelnen Gelenke des Schultergürtels an der Beweglichkeit des menschlichen Humerus haben. Mit 3 Tafeln. 1888. \mathcal{M} 1.60.
G. HEINRICIUS und H. KRONECKER, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses der Respirationsbewegungen auf den Blutlauf im Aortensysteme. Mit 5 Tafeln. 1888. \mathcal{M} 1.00.
J. WALTHER, Die Korallenriffe der Sinaihalbinsel. Mit 1 geologischen Karte, 7 lithogr. Taf., 1 Lichtdrucktaf. u. 31 Zinkotyp. 1888. \mathcal{M} 6.—
W. SPÄTEHOLZ, Die Verteilung der Blutgefäße im Muskel. Mit 3 Tafeln. 1888. \mathcal{M} 1.80.
S. LIE, Zur Theorie der Berührungstransformationen. 1888. \mathcal{M} 1.—
C. NEUMANN, Über die Methode des arithmetischen Mittels. 2. Abhdlg. Mit 19 Holzschnitten. 1888. \mathcal{M} 6.—
- XV. BAND. (26. Bd.) 1890. brosch. Preis \mathcal{M} 35.—
B. PETER, Monographie der Sternhaufen G. C. 4460 u. G. C. 1430, sowie o. Sterngruppe bei o. Piscium. Mit 2 Taf. u. 2 Holzchn. 1889. \mathcal{M} 4.—
W. OSTWALD, Über die Affinitätsgrößen organischer Säuren u. ihre Beziehung zur Zusammensetzung u. Konstitution ders. 1889. \mathcal{M} 5.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Rotationsmomente der Bugeusmuskeln am Ellbogengelenk des Menschen. Mit 5 Tafeln und 6 Holzschnitten. 1889. \mathcal{M} 3.—
W. HIS, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Mit 4 Tafeln. 1889. \mathcal{M} 3.—
W. PFEFFER, Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889. \mathcal{M} 5.—
A. SCHENK, Über Medullosa Cotta und Tubicula Cotta. Mit 3 Tafeln. 1889. \mathcal{M} 2.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Mit 17 Tafeln und 18 Figuren. 1889. \mathcal{M} 8.—
- XVI. BAND. (27. Bd.) 1891. brosch. Preis \mathcal{M} 21.—
P. STARKE, Arbeitsleistung u. Wärmeentwicklung bei der verzögerten Muskelzuckung. Mit 9 Tafeln u. 3 Holzschnitten. 1890. \mathcal{M} 6.—
W. PFEFFER, I. Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper — II. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Mit 2 Tafeln und 1 Holzchn. 1890. \mathcal{M} 7.—
J. WALTHER, Die Denudation in der Wüste und ihre geologische Bedeutung. Untersuchungen über die Bildung der Sedimente in den ägyptischen Wüsten. Mit 8 Tafeln und 99 Zinkätzungen. 1891. \mathcal{M} 8.—
- XVII. BAND. (29. Bd.) 1891. brosch. Preis \mathcal{M} 33.—
W. HIS, Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns vom Ende des 1. bis zum Beginn des 3. Monats. I. Verläng. Mark. Mit 4 Tafeln und 18 Holzschnitten. 1891. \mathcal{M} 4.—
W. BRAUNE und O. FISCHER, Die Bewegung des Kniegelenks, nach einer neuen Methode am lebenden Menschen gemessen. Mit 19 Tafeln und 6 Figuren. 1891. \mathcal{M} 5.—
R. HAHN, Mikrometrische Vermessung des Sternhaufens 2762 ausgeführt am zwölfjährigen Äquatoreal der Leipziger Sternwarte. Mit 1 Tafel. 1891. \mathcal{M} 6.—
F. MALL, Das retikuläre Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Mit 11 Tafeln. 1891. \mathcal{M} 5.—
L. KREHL, Beiträge zur Kenntnis der Füllung und Entleerung des Herzens. Mit 7 Tafeln. 1891. \mathcal{M} 5.—
J. HARTMANN, Die Vergrößerung des Erdschattens bei Mondfinsternissen. Mit 1 lithogr. Tafel u. 3 Textfiguren. 1891. \mathcal{M} 8.—
- XVIII. BAND. (31. Bd.) 1893. brosch. Preis \mathcal{M} 24.—
W. HIS jun., Die Entwicklung des Herzervensystems bei Wirbeltieren. Mit 4 Tafeln. 1891. \mathcal{M} 5.—
C. NEUMANN, Über einen eigentümlichen Fall elektrodynamischer Induktion. Mit 1 Holzchnitt. 1892. \mathcal{M} 3.—
W. PFEFFER, Studien zur Energetik der Pflanze. 1892. \mathcal{M} 4.—
W. OSTWALD, Über die Farbe der Ionen. Mit 7 Taf. 1892. \mathcal{M} 2.—
O. EICHLER, Anatom. Untersuchungen über die Wege des Blutstromes im menschl. Ohrlabrynth. Mit 4 Taf. u. 3 Holzchn. 1892. \mathcal{M} 3.—
H. HELD, Die Beziehungen des Vorderseitenstranges zu Mittel- und Hinterhirn. Mit 3 Tafeln. 1892. \mathcal{M} 1.20.
W. G. HANKEL und H. LINDENBERG, Elektrische Untersuchungen. 19. Abhdlg.: Über die thermo- und piezoelektrischen Eigenschaften der Krystalle des chloresauren Natrons, des unterschwefelsauren Kalis, des Seignettesalzes, des Resorcins, des Milchsüßers und des dichromsauren Kalis. Mit 3 Tafeln. 1892. \mathcal{M} 1.80.
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Best. d. Tragheitsmomente d. menschl. Körpers u. seiner Glieder. Mit 5 Taf. u. 7 Figur. 1892. \mathcal{M} 4.—
- XIX. BAND. (32. Bd.) 1893. brosch. Preis \mathcal{M} 12.—
J. T. STERZEL, Die Flora des Rotliegenden im Plauenschen Grunde bei Dresden. Mit 13 Tafeln. 1893. \mathcal{M} 12.—
- XX. BAND. (33. Bd.) 1893. brosch. Preis \mathcal{M} 21.—
O. FISCHER, Die Arbeit der Muskeln und die lebendige Kraft des menschlichen Körpers. Mit 2 Tafeln u. 11 Figuren. 1893. \mathcal{M} 4.—
E. STUDY, Sphärische Trigonometrie, orthogonale Substitutionen und elliptische Funktionen. Mit 16 Figuren. 1893. \mathcal{M} 5.—
W. PFEFFER, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Mit 14 Holzschnitten. 1893. \mathcal{M} 8.—
H. CRENTER, Zur Histologie der Faltenzähne paläozoischer Stegocephalen. Mit 4 Tafeln und 5 Textfiguren. 1893. \mathcal{M} 4.—
- XXI. BAND. (35. Bd.) 1895. brosch. Preis \mathcal{M} 27.—
O. EICHLER, Die Wege des Blutstromes durch den Vorhof und die Bogengänge des Menschen. Mit 1 Doppeltafel. 1894. \mathcal{M} 1.—
W. G. HANKEL und H. LINDENBERG, Elektrische Untersuchungen. 20. Abhdlg.: Über die thermo- und piezoelektrischen Eigenschaften der Krystalle des brom- und überjodsauren Natrons, des Asparagins, des Chlor- und Brombaryums, sowie des unterschwefelsauren Baryts und Strontians. Mit 2 Tafeln. 1894. \mathcal{M} 1.60.
S. LIE, Untersuch. üb. unendl. kontinuierliche Gruppen. 1895. \mathcal{M} 5.—
W. BRAUNE u. O. FISCHER, Der Gang des Menschen. I. T.: Versuch am unbelast. u. bel. Mensch. M. 14 Taf. u. 26 Textfig. 1895. \mathcal{M} 12.—
H. BRUNS, Das Eikonol. 1895. \mathcal{M} 5.—
J. THOMAE, Untersuchungen über zwei-zweideutige Verwandtschaften und einige Erzeugnisse derselben. 1895. \mathcal{M} 3.—
- XXII. BAND. (37. Bd.) 1895. brosch. Preis \mathcal{M} 20.—
H. CRENTER, Die Phosphoritkollen des Leipziger Mittelilociöans und der norddeutschen Phosphoritzone. Mit 1 Tafel. 1895. \mathcal{M} 2.—
O. FISCHER, Beiträge zu einer Muskeldynamik. I. Abhdlg.: Über die Wirkungsweise eingelenk. Musk. M. 8 Taf. u. 13 Textfig. 1895. \mathcal{M} 9.—
R. BOEHM, Das südamerikanische Pfeilgift Curare in chemischer und pharmakol. Beziehung. I. T.: Das Tubo-Curare. Mit 1 Taf. 1895. \mathcal{M} 1.80.
B. PETER, Beobachtungen am sechsziplinigen Repsoldischen Heliotomer der Leipziger Sternwarte. Mit 4 Textfig. u. 1 Doppeltaf. 1895. \mathcal{M} 6.—
W. HIS, Anatom. Forschungen über Joh. Seb. Bach's Gebeine u. Antlitz nebst Bemerk. üb. dessen Bilder. Mit 15 Textfig. u. 1 Taf. 1895. \mathcal{M} 2.—

XXIII. BAND. (40. Bd.) 1897. brosch. Preis *M.* 29.—

- P. KRÜDE, Über die anomale elektrische Dispersion von Flüssigkeiten. Mit 1 Tafeln und 2 Textfiguren. 1896. *M.* 2.—
 — Zur Theorie stehender elektr. Drahtwellen. M. 1 Taf. 1896. *M.* 5.—
 M. v. FREY, Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der menschl. Haut. I. Abh.: Druckempfind. u. Schmerz. M. 16 Textfig. 1896. *M.* 5.—
 O. FISCHER, Beiträge zur Muskelstatik. 1. Abhdlg.: Über das Gleichgewicht zwischen Schwere und Muskeln am zweigliedrigen System. Mit 7 Tafeln und 21 Textfiguren. 1896. *M.* 6.—
 J. HARTMANN, Die Beob. d. Mondfinstern. M. 4 Textfig. 1896. *M.* 5.—
 O. FISCHER, Beiträge zu einer Muskeldynamik. 2. Abhdlg.: Über die Wirkung der Schwere und beliebiger Muskeln auf das zweigliedrige System. Mit 4 Taf. und 12 Textfig. 1897. *M.* 6.—

XXIV. BAND. (42. Bd.) 1898. brosch. Preis *M.* 23,50.

- R. BOEHM, Das südamerikanische Pfeilgift Curaro in chemischer und pharmakologischer Beziehung. II. Teil (Schluß). I. Das Catebassencuraro. II. Das Topfeuraro. III. Über einige Curararinden. Mit 4 Tafeln und 1 Textfigur. 1897. *M.* 3.—
 W. WUNDT, Die geometrisch-optischen Täuschungen. Mit 65 Textfiguren. 1898. *M.* 5.—
 B. PETER, Beobachtungen am sechszöll. Repsold'schen Heliometer der Leipz. Sternwarte. 2. Abhdlg. Mit 2 Textfig. u. 1 Taf. 1898. *M.* 5.—
 H. CREDNER, Die Sächsischen Erdbeben während der Jahre 1889 bis 1897. Mit 5 Taf. u. 2 in d. Text gedruckte Kärtch. 1898. *M.* 4,50.
 W. HIS, Über Zellen- und Syntkytienbildung, Studien am Salmonidenkeim. Mit 14 Figuren im Text. 1898. *M.* 4.—
 W. G. HANKEL, Elektrische Untersuchungen. 21. Abhdlg.: Über die thermo- und piezo-elektrischen Eigenschaften der Krystalle des ameisensauren Baryts, Bleioxyds, Strontians und Kaltes, des salpetersauren Baryts und Bleioxyds, des schwefelsauren Kalis, des Glyccolls, Taurins und Quercits. Mit 2 Tafeln. 1899. *M.* 2.—

XXV. BAND. (43. Bd.) 1900. brosch. Preis *M.* 26,30.

- O. FISCHER, Der Gang des Menschen. II. T.: Die Bewegung des Gesamtschwerpunktes und die äußeren Kräfte. Mit 12 Tafeln und 5 Textfiguren. 1899. *M.* 8.—
 W. SCHEIBNER, Über die Differentialgleichungen der Mondbewegung. 1899. *M.* 1,50.
 W. HIS, Protoplastastudien am Salmonidenkeim. Mit 3 Tafeln und 21 Textfiguren. 1899. *M.* 5.—
 W. OSTWALD, Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Erste Mitteilung. Mit 6 Tafeln. 1899. *M.* 3.—
 S. GARTEN, Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organes des Zitterrochen. Mit 1 Lichtdruck- u. 3 lithograph. Taf. 1899. *M.* 5.—
 W. SCHEIBNER, Zur Theorie des Legendre-Jacobischen Symbols ($\frac{n}{m}$). 1900. *M.* 1,80.
 W. OSTWALD, Dampfdrucke ternärer Gemische. Mit 36 Textfiguren. 1900. *M.* 2.—

XXVI. BAND. (45. Bd.) 1901. brosch. Preis *M.* 36.—

- E. BECKMANN, Neue Vorrichtungen zum Färben nichtleuchtender Flammen (Spektrallampen). Mit 2 Tafeln. 1900. *M.* 2.—
 W. OSTWALD, Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Zweite Mittel. Mit 16 Textfig. 1900. *M.* 2,50.
 O. FISCHER, Der Gang des Menschen. III. T.: Betracht. über die weiteren Ziele der Untersuch. u. Überblick über die Bewegungen der unteren Extremitäten. Mit 7 Taf. u. 3 Textfig. 1900. *M.* 6.—
 W. HIS, Leicthoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Histogenetische Studien. Mit 102 Textfiguren. 1900. *M.* 8.—
 S. GARTEN, Über rhythmische, elektrische Vorgänge im quer-gestreiften Skelettmuskel. Mit 13 Doppeltafeln. 1901. *M.* 5,50.
 R. FICK, Über die Bewegungen in den Handgelenken. Mit 8 Figuren im Text, 7 photograph. u. 3 lithograph. Tafeln. 1901. *M.* 6,50.
 O. FISCHER, Der Gang des Menschen. IV. T.: Über die Bewegung des Fußes und die auf denselben einwirkenden Kräfte. Mit 3 Tafeln und 11 Textfiguren. 1901. *M.* 5,50.

XXVII. BAND. (46. Bd.) 1902. brosch. Preis *M.* 35,30.

- E. GROSSMANN, Beobachtungen am Repsold'schen Meridiankreise der von Kuffner'schen Sternwarte in Wien-Ottakring in den Jahren 1896–1898. Mit 4 Textfiguren. 1901. *M.* 6.—
 C. NEUMANN, Über die Maxwell-Hertz'sche Theorie. Mit 3 Textfiguren. 1901. *M.* 3,50.
 W. HIS, Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- u. Gaumenbildung beim menschlichen Embryo. Mit 48 Figuren i. Text. 1901. *M.* 3,80.
 F. MARCHAND, Über das Hirngewicht des Menschen. 1902. *M.* 3.—
 O. FISCHER, Das statische und das kinetische Maß für die Wirkung eines Muskels, erläutert an ein- und zweigliedrigen Muskeln des Oberschenkels. Mit 12 Tafeln. 1902. *M.* 7,50.
 B. PETER, Beobachtungen am sechszöll. Repsold'schen Heliometer der Leipziger Sternwarte. 3. Abhdlg. Mit 1 Tafel. 1902. *M.* 2,50.
 W. SCHEIBNER, Zur Theorie des Legendre-Jacobischen Symbols ($\frac{n}{m}$), insbesondere über zweiteil. komplexe Zahlen. 2. Abhdlg. Mit 2 Textfiguren. 1902. *M.* 3,50.
 C. NEUMANN, Über die Maxwell-Hertz'sche Theorie. 2. Abhdlg. Mit 3 Textfiguren. 1902. *M.* 3,50.
 F. HAYN, Selenographische Koordinaten. 1. Abhdlg. 1902. *M.* 2.—

XXVIII. BAND. (49. Bd.) 1903. brosch. Preis *M.* 31.—

- H. HELD, Untersuchungen über den feineren Bau des Gehörorgans der Wirbeltiere. I. Zur Kenntnis des Cortischen Organs und des Goltz'schen Sinnesapparates bei Säugetieren. Mit 4 Doppeltafeln. 1 Tafel und 2 Figuren im Text. 1902. *M.* 6.—
 C. NEUMANN, Über die Maxwell-Hertz'sche Theorie. 3. Abhdlg. Mit 3 Textfiguren. 1903. *M.* 1,50.
 F. ZIRKEL, Über Urausscheidungen in rhein. Basalten. 1903. *M.* 3.—
 H. HELD, Über den Bau der Neuroglia und über die Wand der Lymphgefäße in Haut und Schleimhaut. Mit 60 Figuren im Text und auf Tafeln. 1903. *M.* 6,50.
 O. FISCHER, Der Gang des Menschen. V. T.: Die Kinematik des Beinschwings. Mit 5 Doppeltafeln und 8 Textfiguren. 1903. *M.* 5.—
 H. CREDNER, Der vogtländ. Erdbbenschwarm v. 13. Febr. bis zum 18. Mai 1903 u. seine Registrier. durch das Wiechertsche Pendelseismometer i. Leipzig. Mit 36 Seismogr. a. Textfig. u. 1 K. 1904. *M.* 5.—
 O. FISCHER, Der Gang des Menschen. VI. T.: Über den Einfluß der Schwere und der Muskeln auf die Schwingungsbewegung des Beins. Mit 3 Doppeltafeln und 7 Textfiguren. 1904. *M.* 4.—

XXIX. BAND. (51. Bd.) 1906. brosch. Preis *M.* 25,20.

- F. HAYN, Selenographische Koordinaten. 2. Abhdlg. Mit 4 Tafeln. 1904. *M.* 6.—
 H. HELD, Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüße und zur Struktur der Schzellen. Mit 1 Doppeltafel. 1904. *M.* 2.—
 C. CORRENS, Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli 1866–1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels. Mit einem Faksimile. 1905. *M.* 3.—
 O. FISCHER, Über die Bewegungsgleichungen räumlicher Gelenksysteme. Mit 6 Textfiguren. 1905. *M.* 3,50.
 A. NATHANSOHN, Über die Bedeutung vertik. Wasserbeweg. für die Produktion des Planktons im Meere. Mit 1 Karte. 1906. *M.* 4.—
 E. MARX, Die Geschwindigkeit der Röntgenstrahlen. Mit 6 Textfiguren. 1906. *M.* 1,60.
 B. PETER, Beobachtungen am sechszölligen Repsold'schen Heliometer der Leipziger Sternwarte. 4. Abhdlg. Triangulation von 28 Sternen in den Hyaden. 1906. *M.* 3,50.
 H. BRUNS, Das Gruppenschema für zufäll. Ereignisse. 1906. *M.* 1,60.

XXX. BAND. (56. Bd.) 1909. brosch. Preis *M.* 22,40.

- F. HAYN, Selenographische Koordinaten. 3. Abhandlung. Mit lithographischen Tafeln. 1907. *M.* 4.—
 W. MOBIUS, Zur Theorie des Regenbogens und ihrer experimentellen Prüfung. Mit 24 Figuren im Text. 1907. *M.* 5.—
 W. PFEFFER, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Mit 36 Textfiguren. 1907. *M.* 8.—
 B. PETER, Parallaxenbestimmungen an dem Repsold'schen Heliometer der Leipziger Sternwarte. 1908. *M.* 80.—
 O. WIENER, Der Zusammenhang zwischen den Angaben der Reflexionsbeobachtungen an Metallen und ihren optischen Konstanten. Mit 18 Figuren im Text. 1908. *M.* 2,60.
 A. v. OETTINGEN, Elemente der projektiven Dioptrik. Mit 9 Figuren auf 2 Tafeln. 1909. *M.* 2.—

XXXI. BAND. (58. Bd.) 1909. brosch. Preis *M.* 25,20.

- O. FISCHER, Zur Kinematik des Listingschen Gesetzes. Mit 2 Tafeln und 32 Figuren im Text. 1909. *M.* 3,40.
 C. NEUMANN, Über das logarithmische Potential einer gewissen Ovalfläche. Mit 6 Abbildungen im Text. 1909. *M.* 3.—
 A. v. OETTINGEN, Robert Mayors wissenschaftlicher Entwicklungsgang im Jahre 1841. Vortrag, gehalten am 25. Mai 1908. 1909. *M.* 1.—
 E. v. MEYER, Über Zersetzungsweisen vierfach-alkylierter Ammoniumverbindungen. Nach eigenen Versuchen und Untersuchungen von E. Schwabe. 1909. *M.* 1.—
 H. HELD, Untersuchungen über den feineren Bau des Orlabyrinthes der Wirbeltiere II. Zur Entwicklungsgeschichte des Cortischen Organs und der Macula Acustica bei Säugetieren und Vögeln. Mit 18 Tafeln. 1909. *M.* 7.—
 F. HAUSDORFF, Die Graduierung nach dem Endverlauf. 1909. *M.* 1,60.
 K. ROHN, Der Büschel von Flächen 2. Grades im Raume S_n und ein $(n+1)$ -Flach in besonderer Beziehung zu ihm. 1909. *M.* 1,20.
 F. MARCHAND, Über die normale Entwicklung und den Mangel des Balkens im menschlichen Gehirn. Mit 5 Tafeln und 32 Figuren im Text. 1909. *M.* 7.—

XXXII. Band.

- O. FISCHER, Zur Kinematik der Gelenke vom Typus des Humero-Radialgelenks. Mit 28 Figuren im Text. 1909. *M.* 3,50.
 E. MARX, Zweite Durchführung der Geschwindigkeitmessung der Röntgenstrahlen. Experimentaluntersuchung. Mit 14 Figuren im Text und 10 Kurventafeln. 1910. *M.* 4.—
 W. PFEFFER, Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Mit 31 Textfig. 1911. *M.* 6.—

3 5185 00075 6948

